# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 19 1934 № 5

## СОДЕРЖАНИЕ

### I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Стр.

**Б. Аксентьев.** Об изменении свойств семян под влиянием химической обработки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 419—433

**Д. Н. Бекетовский.** К биологии плодоношения форм желтой акации: обыкновенной *(Caragana arborescens* Lam.) и плакучей *(Caragana arborescens* Lam. var. *pendula hort.*) (с 5 рис.) . . . . . . . . . . . 434—446

**В. И. Дианова, А. А. Сосновец и Н. А. Стешина.** Сравнительное цито-эмбриологическое исследование разновидностей *Parthenium argentatum* Gray и *Parthenium incanum* Gray. (с 3 табл.) . . . . . 447—466

**О. Н. Радкевич.** Материалы по микрографии тау-сагыза. I (с 9 рис.) . 467—494

**В. Л. Комаров.** Тополя СССР (с 6 рис.) . . . . . . . . . . . . . . . 495—511

**Н. Н. Воронихин.** Микрофлора торфяников Балкарии . . . . . . . . 512—517

### II. ХРОНИКА

**Н. Д. Троицкий.** Крымский государственный заповедник . . . . . . . 518—523

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — БИОМЕДГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1934 МОСКВА

# JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 19 1934 № 5

## SOMMAIRE

### I. ARTICLES ORIGINAUX

Pages

B. Axentjeff. Über die Veränderung der Eigenschaften der Samen unter dem Einfluss chemischer Behandlung . . . . . . . . . . . . . . . . . 432

D. N. Beketowskij. Zur Biologie des Fruchttragens der gelben Akazie: der gewöhnlichen (*Caragana arborescens* Lam.), sowie der Trauerakazie (*C. a.* var. *pendula* hort.) (mit 5 Abb.) . . . . . . . . . . . . . . . . 444

V. I. Dianova, A. A. Sosnovetz und N. A. Steschina. Vergleichende zytoembryologische Untersuchung der Varietäten von *Parthenium argentatum* Gray und *Parthenium incanum* Gray (mit 3 Tab.) . . . . . . . . 464

O. N. Radkevicz. Materialien zur Mikrographie der *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse. I (mit 9 Abb.) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 492

V. L. Komarov. Popularum USSR incolarum revisio (cum 6 tab.) . . . . . 495

N. N. Woronichin. Die Mikroflora der Torfmoore Balkariens . . . . . . 516

### II. CHRONIQUE

N. D. Troitzkij. Le Parc National de la Crimée (en russe) . . . . . . . . 518

# Ботанический журнал СССР

Том 19 1934 № 5

# Journal botanique de l'URSS

Tome 19 1934 № 5

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ
И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ (ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ) — 1934

Редактор *В. Л. Комаров.* Техн. редактор *И. Нурмсон.*

Ленгорлит № 29585. Ленбиомедгиз 77/л. Сдано в производство 16/VIII 1934 г. Подписано к печати 13/XI 1934 г. 9,21 авт. л. $3^3/_8$ бум. л. Ст.-ф. 72×110. Печ. зн. в 1 бум. л. 114,688.
Тираж 1550. экз. Зак. № 1603.

Типография „Коминтерн“ и шк. ФЗУ им. КИМ'а. Ленинград, Красная, 1.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 5
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 5

## Б. АКСЕНТЬЕВ

# Об изменении свойств семян под влиянием химической обработки

(Получено 15/XII 1932)

Проблема стимуляции развития семян химической их обработкой заключает в себе два основных вопроса, а именно: стимуляцию процесса прорастания семян и стимуляцию развития растений из химически обработанных семян. Очевидно, химическая стимуляция может проявиться либо только при прорастании семян, либо и при прорастании и при дальнейшем развитии из этих семян проростков и целых растений.

При изучении явления стимуляции прорастания семян часто ограничиваются наблюдением над их прорастанием при каких-либо одних внешних условиях. Считается, что в случае, если разницы между всхожестью при этих условиях необработанных и обработанных каким-либо веществом нет, то нет стимуляции, а следовательно химическое вещество не оказало никакого действия на семена.

Однако отсутствие разницы в таких случаях еще не является критерием того, что химическая обработка семян не оказала вообще стимулирующего действия на физиологические процессы прорастающего семени. В некоторых случаях при отсутствии разницы между всхожестью у обработанных и необработанных химическими веществами семян при обычных условиях их проращивания разница может выступить при изменении этих условий. Химическое вещество может оказать при иных условиях прорастания как бы скрытое свое действие. Так, например, набухавшие в 0,2 mol. растворе $KNO_3$ и контрольные семена *Amaranthus retroflexus* L. и *Rumex acetosa* L. при одинаковой всхожести не одинаково реагируют при тех же условиях на действие ядовитых веществ. Обработанные раствором $KNO_3$ семена более устойчивы против действия эфира и карболовой кислоты, чем набухавшие в дестиллированной воде. При этом защитное действие $KNO_3$ у семян *R. acetosa* не устраняется 14-дневной сушкой их на воздухе (1).

С другой стороны, одновременно при наличии стимулирующего действия $KNO_3$ на одни процессы обнаруживается его угнетающее действие на другие процессы. Так, например, у семян *A. retroflexus* при одинаковой всхожести обработанных раствором $KNO_3$ и контрольных скорость прорастания может в первом случае быть меньше, чем во втором. Точно также в растворе $KNO_3$ семена того же растения набухают гораздо слабее, чем контрольные (1).

Как действуют другие факторы прорастания на семена, подвергнутые химической обработке, и в какой мере изменяются свойства таких семян? В какой степени изменяются физиологические свойства обработанных химическим веществом семян, развитие коих стимулируется этим веществом?

Очевидно, если стимулятор вызывает глубокие изменения в свойствах семян, то и отношение последних к внешним условиям прорастания будет иное, чем у семян, не подвергавшихся его действию.

В этой работе приводятся дальнейшие данные об изменении физиологических свойств семян *A. retroflexus*, подвергнутых действию раствора $KNO_3$.

Изучалось отношение семян *A. retroflexus*, набухавших в 0,2 mol. растворе $KNO_3$, к температуре, свету, высушиванию, устанавливалось также изменение сосущей силы подвергавшихся действию $KNO_3$ семян.

## Общие замечания о методике

Семена *A. retroflexus* собирались в окрестностях Одессы. Сбор происходил обычно с одного большого экземпляра. Проращивание производилось в маленьких эрленмейеровских колбочках на дестиллированной воде, подобно тому как это описано в одной из предыдущих работ автора (1). Намачивались семена в таких же колбочках, налитых доверху раствором $KNO_3$ или дестиллированной водой, в темноте. После размачивания в течение того или иного времени семена промывались дестиллированной водой и просушивались на фильтровальной бумаге.

## Действие температуры

Из литературы известно, что семена *A. retroflexus* при низкой температуре прорастают хуже, чем при повышенной. Так, например, по В. Зеленскому семена этого вида при температуре 12—16°С дают всхожесть 12%, а при 20—25°С—100% (2, стр. 10).

ТАБЛИЦА 1

Семена *A. retroflexus* урожая 4/X 1930 г. набухали 28 часов при 20°С, а затем проращивались при 7,5°С и при 20°С, по 200 семян в каждом опыте. Начало опыта $3^h$ 5/II 1931 г. Всхожесть при 7,5°С определена через 212, а при 20°С — через 96 часов

| № опытов | Градусы | Семена набухали $28^h$ в | Всхожесть в процентах | $M \pm m$ |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 7,5 | 0,2 mol $KNO_3$ | 39,5 | 39,8 ± 2,43 |
| 2 | | | 40,0 | |
| 1 | | дестиллированной $H_2O$ | 8,0 | 9,8 ± 1,48 |
| 2 | | | 11,5 | |
| 1 | | сухие семена | 1,5 | 3,3 ± 0,87 |
| 2 | | | 5,0 | |
| 1 | 20 | 0,2 mol $KNO_3$ | 92,5 | 95,3 ± 1,05 |
| 2 | | | 98,0 | |
| 1 | | дестиллированной $H_2O$ | 57,5 | 62,5 ± 2,42 |
| 2 | | | 67,5 | |
| 1 | | сухие семена | 66,5 | 67,5 ± 2,28 |
| 2 | | | 68,5 | |

В наших опытах семена размачивались в 0,2 mol. растворе $KNO_3$ и дестиллированной воде, а затем проращивались в темноте при различных температурах. Данные этих опытов приводятся в таблице 1.

Из таблицы 1 видно, что всхожесть семян *A. retroflexus,* набухавших в 0,2 mol растворе $KNO_3$ при 7,5°C, больше (39,8) чем у набухавших в дестиллированной воде (9,8) и высеянных сухих семян (3,3); при этом в последнем случае она меньше, чем во втором (9,8).

Следовательно под влиянием $KNO_3$ отношение семян к температуре изменяется: они оказываются более стойкими против угнетающего действия низкой температуры на процессы прорастания.

Нужно отметить кроме того, что вымачивание в воде также стимулирует прорастание, правда, в незначительной мере.

## Действие света

Из литературы известно, что семена *A. retroflexus* при 10—22°C на свету прорастают плохо, при 40°C наоборот свет стимулирует прорастание, а при 22—25°C семена прорастают одинаково на свету и в темноте (2 и 3).

Поэтому для выяснения действия $KNO_3$ на прорастание семян *A. retroflexus* на свету семена проращивались в наших опытах при 15°C.

ТАБЛИЦА 2

Семена урожая 4/X 1930 г. размачивались 25,5 часов в темноте при 19-20°C, а затем проращивались в темноте и на свету при 15°C, по 200 семян в каждом опыте. Всхожесть определена была через 118 часов. Начало опыта $2^h$ 9/V 1931 г.

| № опытов | Семена вымачивались 25,5 часов в | Условия проращивания | Всхожесть в процентах | $M \pm m$ |
|---|---|---|---|---|
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | Свет | 37,5<br>48,0 | 42,8 ± 2,44 |
| 1<br>2 | | Темнота | 92,5<br>92,0 | 92,3 ± 1,33 |
| 1<br>2 | дестиллированная $H_2O$ | Свет | 34,0<br>27,0 | 30,5 ± 2,30 |
| 1<br>2 | | Темнота | 84,0<br>73,0 | 78,5 ± 2,05 |

Из таблицы 2 видно, что всхожесть на свету набухавших в растворе $KNO_3$ семян больше, чем у контрольных. Таким образом $KNO_3$ на свету стимулирует прорастание семян *A. retroflexus.*

Аналогичные результаты получаются и при проращивании семян этого вида на растворе $KNO_3$ без предварительного их вымачивания, что видно из следующего опыта (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Семена урожая 10/VIII 1924 г. проращивались на растворах $KNO_3$ при 20—13°C на свету и в темноте, по 400 семян в каждом опыте

| Семена проращивались в | Всхожесть через 15 дней, в процентах | |
|---|---|---|
| | на свету | в темноте |
| 0,35% $KNO_3$ | 29,0 ± 2,27 | 59,7 ± 2,47 |
| 1,0% „ | 12,0 ± 1,62 | 37,0 ± 2,41 |
| дестиллированной воде . | 4,7 ± 1,05 | 11,7 ± 1,61 |

Из таблицы 3 видно, что всхожесть семян на растворах $KNO_3$ больше, чем в контрольном опыте.

## Влияние $KNO_3$ на сосущую силу семян

По мнению ряда авторов, сосущая сила семян находится в тесной связи со всеми свойствами растения. По ней можно судить о морозостойкости, засухоустойчивости, происхождении и других качествах выросшего из семян растения (4).

В виду этого, интересно выяснить, изменяется ли сосущая сила семян, обработанных $KNO_3$.

Для определения сосущей силы семян последние проращивают на растворах сахара различной концентрации. Очевидно, чем больше сосущая сила семян, тем выше будет максимальная концентрация, на которой прекращается прорастание этих семян.

В приводимых ниже опытах семена *A. retroflexus* после набухания их в растворе $KNO_3$ и в дестиллированной воде (контрольный опыт), проращивались в темноте, как обычно, в колбочках, на растворах сахарозы различной концентрации. Результаты опытов приводятся в таблице 4.

ТАБЛИЦА 4

Семена *A. retroflexus* урожая 25/VIII 1929 г. размачивались в 0,2 mol растворе $KNO_3$ 24 часа, а затем проращивались на растворах сахарозы различной концентрации, по 200 семян в каждом опыте, при температуре 18,5°C. Начало опытов $11^h$ 25/X 1930 г.

| № опытов | Семена размачивались 24 часа в | | Всхожесть через 48 часов, в процентах | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Концентрация сахарозы | | | | |
| | | | 0 | 1% | 5% | 10% | 15% |
| 1 | дестиллированной $H_2O$ | | 84,0 | 74,0 | 73,0 | 3,0 | 0 |
| 2 | | | 83,5 | 80,0 | 69,5 | 0 | 0 |
| | | $M_2 \pm m_2$ | 83,8 ± 1,84 | 77,0 ± 2,53 | 71,2 ± 1,83 | 1,5 ± 0,61 | 0 |
| 1 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 95,0 | 92,0 | 81,5 | 6,0 | 0 |
| 2 | | | 94,5 | 92,5 | 83,0 | 3,5 | 0 |
| | | $M_2 \pm m_2$ | 94,8 ± 1,11 | 92,2 ± 1,34 | 82,2 ± 1,91 | 4,8 ± 1,09 | 0 |
| | | $\frac{M_2}{M_1}$ | 1,13 | 1,19 | 1,16 | 3,2 | |

Из таблицы 4 следует, что всхожесть семян, обработанных раствором $KNO_3$, остается более высокой на растворах сахарозы сравнительно с контрольным опытом.

Сосущая сила семян, обработанных раствором этой соли, оказывается также более высокой, чем у семян, набухавших только в дистиллированной воде, что видно из отношения $\frac{M_2}{M_1}$. Для 10% раствора она равняется 3,2.

ТАБЛИЦА 5

Семена *A. retroflexus* урожая 25/VIII 1929 г. размачивались в 0,2 mol растворе $KNO_3$ и в дистиллированной воде 24 часа в темноте и проращивались на растворах сахарозы при температуре 20°C, по 200 семян в каждом опыте. Начало опыта $2^h$ 15/I 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 24 часа в | | Всхожесть через 24 часа в процентах | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Концентрация сахарозы | | | |
| | | | 0 | 1% | 5% | 10% |
| 1<br>2 | дистиллированной $H_2O$ | | 81,4<br>77,5 | 81,5<br>83,9 | 72,3<br>80,4 | 49,5<br>47,2 |
| | | $M_1 \pm m^1$ | 79,4 ± 2,04 | 82,7 ± 1,89 | 76,4 ± 2,12 | 48,4±2,49 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 87,0<br>85,5 | 87,5<br>86,0 | 87,4<br>84,4 | 58,5<br>65,5 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 86,3 ± 1,72 | 86,8 ± 1,72 | 85,9 ± 1,81 | 64,3±2,39 |
| | | $\frac{M_2}{M_1}$ | 1,08 | 1,05 | 1,12 | 1,33 |

Из таблицы 5 следует, что результаты опытов получились аналогичные предыдущим (табл. 4).

ТАБЛИЦА 6

Семена *A. retroflexus* урожая 4/X 1930 г. размачивались 24 часа в 0,2 mol растворе $KNO_3$ и в дистиллированной воде, а затем проращивались на растворах сахарозы при температуре 20°C, по 200 семян в каждом опыте. Начало $12^h$ 2/II 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 24 часа в | | Всхожесть через 96 часов, в процентах | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Концентрация сахарозы | | | |
| | | | 0% | 7% | 10% | 15% |
| 1<br>2 | дистиллированной $H_2O$ | | 50,5<br>60,5 | 19,5<br>19,0 | 0,5<br>1,5 | 0<br>0 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 55,5 ± 2,48 | 19,3 ± 1,97 | 0,8 ± 0,44 | 0 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 87,5<br>82,5 | 83,0<br>76,5 | 15,0<br>21,0 | 0<br>0 |
| | | $M_2 \pm m_2$ | 85,0 ± 1,77 | 79,8 ± 2,07 | 18,0 ± 1,92 | 0 |
| | | $\frac{M_2}{M_1}$ | 1,53 | 4,13 | 22,5 | |
| 1<br>2 | **Семена высеяны без предварительного размачив.** | | 24,0<br>27,0 | 10,5<br>7,5 | 1,5<br>0,5 | 0<br>0 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 25,5 ± 2,18 | 9,0 ± 1,43 | 1,0 ± 0,50 | 0 |

Из таблицы 6 ясно видно, что сосущая сила семян, обработанных раствором $KNO_3$, выше, чем у контрольных.

Таким образом из таблиц 4—6 следует, что сосущая сила семян под влиянием $KNO_3$ повышается. Повидимому изменяются осмотические свойства живых клеток семени.

## Влияние $KNO_3$ на стойкость семян против ядовитых веществ

В одной из предыдущих работ автора было установлено, что семена, набухавшие в растворах азотнокислых солей K, Na, $NH_4$, Mg, Ca и Al, оказываются в значительной степени устойчивее против ядовитого действия фенола и эфира, чем набухавшие в дестиллированной воде (1).

В приводимых ниже опытах семена вымачивались в 0,2 mol растворе селитры и в дестиллированной воде, просушивались на фильтрованной бумаге, а затем подвергались действию жидкого эфира.

ТАБЛИЦА 7

Семена *A. retroflexus* урожая 4/X 1930 г. размачивались в 0,2 mol растворе $KNO_3$ и дестиллированной воде 25,5 часов при 19-20° C. Промывались дестиллированной водой, просушивались на фильтровальной бумаге 19,5 часов и подвергались действию жидкого эфира при 15° C. После этого семена снова просушивались на воздухе в течение 21 часа, а затем проращивались при 19-20°C обычным способом, по 200 семян в каждом опыте. Начало опытов $9^h$ 10/V 1931 г.

| № опытов | Семена вымачивались 25,5 часов в | Продолжительность действия эфира | | Всхожесть через 118 часов, в процентах |
|---|---|---|---|---|
| 1 | дестиллированной $H_2O$ | 50 мин. | | 19,5 |
| 2 | | | | 23,5 |
| | | | $M \pm m$ | $21,5 \pm 2,05$ |
| 1 | 0,2 mol $KNO_3$ | 50 мин. | | 33,5 |
| 2 | | | | 34,5 |
| | | | $M \pm m$ | $34,0 \mp 2,37$ |
| 1 | дестиллированной $H_2O$ | 65 мин. | | 19,5 |
| 2 | | | | 16,5 |
| | | | $M \pm m$ | $18,0 \mp 1,92$ |
| 1 | 0,2 mol $KNO_3$ | 65 мин. | | 31,0 |
| 2 | | | | 34,0 |
| | | | $M \pm m$ | $32,8 \pm 2,35$ |

## О необратимости действия $KNO_3$ на семена

Дальнейшее изучение действие $KNO_3$ на семена, на их физиологические свойства показывает, что стимулирующее действие $KNO_3$ не уничтожается ни промораживанием, ни более или менее продолжительным высушиванием семян в эксикаторе, ни длительным их промыванием. В этом убеждают нас следующие опыты.

### а) Опыты с промораживанием

Семена *A. retroflexus* урожая 4/X 1930 г. размачивались в растворе $KNO_3$ и воде, как обычно, а затем в разбухшем виде промораживались, после чего проращивались.

### ТАБЛИЦА 8

Семена размачивались 28 часов при 19-20°C, после чего помещались в колбочки с водой и замораживались. В таком состоянии семена находились при температуре—5—6°C в течение 21 часа. После оттаивания при температуре 15°C семена проращивались в темноте при 19-20°C, по 200 штук в каждом опыте. Начало опытов $12^h$ 5/III 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 28 часов в | | Всхожесть через 96 часов |
|---|---|---|---|
| 1<br>2 | дистиллированной $H_2O$ | | 57,5<br>67,5 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 62,5±2,42 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 92,5<br>98,0 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 95,3±1,06 |
| 1<br>2 | сухие | | 66,5<br>68,5 |
| | | $M_1 \pm m_1$ | 67,5±2,32 |

Из таблицы 8 видно, что всхожесть обработанных раствором $KNO_3$ семян выше, чем у контрольных. Следовательно промораживание семян в течение 21 часа при температуре —5—6°C не устраняет стимулирующего действия селитры.

### ТАБЛИЦА 9

Семена размачивались 25 часов при температуре 19-20°C, промораживались в течение 23 часов при—6°C, а затем проращивались при 19-20°C, по 300 семян в каждом опыте, а в контроле по 200 в каждом (сухие и непромороженные). Начало опытов с промораживанием $12^h$ 11/II 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 25 часов в | Ликвидация опытов через | Всхожесть в процентах | |
|---|---|---|---|---|
| | | | в отдельных опытах | $M \pm m$ |
| 1<br>2 | дистиллированной $H_2O$ | 96 часов | 82,0<br>83,3 | 82,7±1,54 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 96,6<br>94,6 | 95,6±0,84 |
| 1<br>2 | сухие и промороженные | 147 часов | 83,3<br>83,0 | 83,1±1,53 |
| 1<br>2 | сухие, но не промороженные | 192 часа | 59,0<br>65,0 | 62,0±2,43 |

Из таблицы 9 следует, во-первых, что всхожесть семян, вымоченных в растворе $KNO_3$, больше чем у набухавших в воде и сухих и, во-вторых, что всхожесть сухих и промороженных выше, чем у контрольных (сухих, но непромороженных).

Таким образом, промораживание в течение 23 часов не устраняет стимулирующего действия $KNO_3$.

Кроме того промораживание само по себе стимулирует прорастание, что видно из опытов с промораживанием сухих семян, где всхожесть $=83{,}1 \pm 1{,}53$, в то время как у контрольных семян она $= 62{,}1 \pm 2{,}43$.

ТАБЛИЦА 10

Семена размачивались в течение 46 часов при —5—8°С. После оттаивания проращивались при 19-20°С, по 300 семян в каждом опыте. Начало опытов с промораживанием $11^h$ 12/II 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 25 часов в | Ликвидация опытов через | Всхожесть в отдельных опытах в процентах | $M \pm m$ |
|---|---|---|---|---|
| 1<br>2 | дестиллированной $H_2O$ | 120 часов | 66,5<br>80,0 | $72{,}3 \pm 1{,}81$ |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 96,6<br>97,6 | $96{,}6 \pm 0{,}74$ |
| 1<br>2 | Сухие и промороженные | 192 часа | 82,0<br>81,6 | $81{,}8 \pm 1{,}57$ |

Из таблицы 10 видно, что повышенная всхожесть семян, обработанных $KNO_3$ и промороженных в течение более продолжительного времени (46 часов), сохраняется. Результаты аналогичны предыдущим опытам.

ТАБЛИЦА 11

Семена размачивались в течение 25 часов при 19-20°С, промораживались 23 часа при —6°С, после оттаивания снова промораживались 72 часа при —6—2°С, а затем после вторичного оттаивания проращивались при 19-20° С. Бралось по 200 семян в каждом опыте. Начало опытов с проращиванием $3^h$ 14/II 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 25 часов в | Ликвидация опытов через | Всхожесть в процентах в отдельных опытах | $M \pm m$ |
|---|---|---|---|---|
| 1<br>2 | дестиллированной $H_2O$ | 96 часов | 83,0<br>84,0 | $83{,}5 \pm 1{,}85$ |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 98,0<br>96,0 | $97{,}2 \pm 0{,}82$ |
| 1<br>2 | Сухие и промороженные | 144 часа | 91,7<br>85,9 | $88{,}8 \pm 1{,}57$ |

Из таблицы 11 следует, что промораживание, в общем, в течение 98 часов, а также переменная температура не оказали влияния на всхожесть семян, набухавших в растворе $KNO_3$. Стимулирующее действие $KNO_3$ таким образом не устранилось.

Из вышеприведенных опытов (таблицы 8—11) следует, что ни одно промораживание, ни промораживание с последующим оттаиванием не устраняют стимулирующего действия $KNO_3$.

ТАБЛИЦА 12

Начало опыта $12^h$ 2/II 1931 г.

| №№ опытов | Семена размачивались 24 часа в | Семена сушились в течение часов | Количество высеянных семян | Всхожесть через | Всхожесть в процентах |  | $\frac{M_2}{M_1}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  |  |  |  |  | в отд. опытах | $M \pm m$ |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 0 | 200 | 96 час. | 50,5<br>60,5 | 55,5 ± 2,48 | 1,53 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 0 | 200 | 96 „ | 87,5<br>82,5 | 85,0 ± 1,73 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 0 | 200 | 96 „ | 24,0<br>27,0 | 25,5 ± 2,17 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 36 | 300 | 96 „ | 66,0<br>65,0 | 65,5 ± 1,94 | 1,41 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 36 | 300 | 96 „ | 93,0<br>92,0 | 92,5 ± 1,15 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 36 | 300 | 96 „ | 21,4<br>29,7 | 25,6 ± 1,78 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 158 | 200 | 94 „ | 60,0<br>55,0 | 57,5 ± 2,47 | 1,64 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 158 | 200 | 94 „ | 96,0<br>93,0 | 94,5 ± 1,13 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 158 | 200 | 94 „ | 47,0<br>43,5 | 45,3 ± 2,49 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 552 | 300 | 144 „ | 60,6<br>61,0 | 60,8 ± 1,86 | 1,44 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_2$ . . . . | 552 | 300 | 144 „ | 89,0<br>87,0 | 88,0 ± 1,33 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 552 | 300 | 144 „ | 60,0<br>55,0 | 57,5 ± 2,02 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 864 | 200 | 96 „ | 57,0<br>57,5 | 57,3 ± 2,47 | 1,56 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 864 | 200 | 96 „ | 91,0<br>88,0 | 89,5 ± 1,53 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 864 | 200 | 96 „ | 59,0<br>57,0 | 58,0 ± 2,47 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 60 дней | 300 | 120 „ | 56,6<br>57,3 | 56,9 ± 2,02 | 1,69 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 60 дней | 300 | 120 „ | 96,6<br>96,6 | 96,6 ± 0,77 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 60 дней | 300 | 120 „ | 73,6<br>68,0 | 70,5 ± 1,87 |  |
| 1<br>2 | дестиллирован. $H_2O$ | 69 дней | 120 | 124 „ | 53,5<br>41,1 | 47,3 ± 3,22 | 1,92 |
| 1<br>2 | 0,2 mol $KNO_3$ . . . . | 69 дней | 300 | 124 „ | 90,0<br>91,6 | 90,8 ± 1,18 |  |
| 1<br>2 | сухие . . . . . . . | 69 дней | 130 | 124 „ | 62,3<br>66,9 | 64,6 ± 3,00 |  |

### б) Опыты с высушиванием семян

Размоченные в растворе $KNO_3$ и в дистиллированной воде семена *A. retroflexus* помещались в эксикатор для сушки при температуре 20°C. Через определенные сроки семена высеивались для проращивания. Семена размачивались 24 часа (см. табл. 12).

Из таблицы 12 следует, во-первых, что всхожесть семян, подвергавшихся действию $KNO_3$, несмотря на высушивание их, остается повышенною, во-вторых, семена эти оказываются более устойчивыми против сушки в эксикаторе, чем вымоченные в дистиллированной воде, так как через 69 дней отношение $\frac{M_2}{M_1} = 1{,}92$ (здесь $M_2$ — всхожесть семян, набухавших в растворе $KNO_3$, и $M_1$ — всхожесть контрольных семян), в то время как в начале опыта, перед сушкой семян, это отношение $= 1{,}53$; и, в-третьих, всхожесть семян, неподвергавшихся предварительно вымачиванию, с течением времени под влиянием сушки повышается.

Продолжительная сушка семян, обработанных раствором $KNO_3$, не отражается на сосущей силе семян, а также не устраняет защитного действия $KNO_3$ против ядовитости эфира. В этом убеждают нас нижеприводимые опыты.

Семена *A. retroflexus*, набухавшие в растворе $KNO_3$ в течение 24 часов и дистиллированной воде, сушились на открытом воздухе при 9—20°C в течение 72 дней, а затем проращивались на растворах сахарозы различной концентрации.

ТАБЛИЦА 13

Семена урожая 4/X 1930 г. после 72-дневной сушки проращивались на растворах сахарозы при 20°C, по 200 штук в каждом опыте, а в опыте с сухими семенами — по 300 штук. Начало опыта $5^h$ 22/V 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 24 часа в | | Всхожесть через 96 часов в процентах | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Концентрация | | |
| | | | 0 | 7% | 10% |
| 1 | дистиллированной $H_2O$ | | 68,5 | 33,5 | 15,5 |
| 2 | | | 66,0 | 34,5 | 16,0 |
| | | $M_1$ | 67,3 ± 2,33 | 34,0 ± 2,36 | 15,6 ± 1,81 |
| 1 | 0,2 mol $KNO_3$ | | 90,5 | 83,0 | 67,5 |
| 2 | | | 93,4 | 86,5 | 55,0 |
| | | $M_2$ | 92,0 ± 1,36 | 84,8 ± 1,79 | 61,3 ± 2,44 |
| | | $\frac{M_2}{M_1}$ | 1,34 | 2,44 | 4,39 |
| 1 | сухие | | 74,7 | 33,3 | 0 |
| 2 | | | 77,3 | 39,6 | 0 |
| | | $M_3$ | 76,0 ± 1,74 | 36,5 ± 1,96 | 0 |

Из таблицы 13 видно, что несмотря на продолжительную сушку семяна *A. retroflexus* сохранили свою сосущую силу повышенной.

ТАБЛИЦА 14

Семена урожая 4/X 1930 г. размачивались в 0,2 mol растворе $KNO_3$ и в дистиллированной воде 24 часа при 19-20° С. Сушились на открытом воздухе при 9—12° С в течение 71 дня. Вновь размачивались 24 часа при 19-20° С, подвергались действию жидкого эфира при 15°С, просушивались 22 часа и затем проращивались при 19-20°С. В каждом опыте бралось по 300 семян. Начало опытов $10^h$ 22/IV 1931 г.

| № опытов | Семена размачивались 24 часа в | Действие эфира в течение | Всхожесть через 72 часа в процентах |
|---|---|---|---|
| 1 | дистиллированной $H_2O$<br>0,2 mol $KNO_3$ | 45 мин. | 35,6 ± 2,76<br>47,0 ± 2,88 |
| 2 | дистиллированной $H_2O$<br>0,2 mol $KNO_3$ | 60 мин. | 26,3 ± 2,54<br>48,6 ± 2,88 |

Из таблицы 14 видно, что семена, вымоченные в растворе $KNO_3$, несмотря на сушку, оказываются более стойкими против ядовитости эфира, чем контрольные.

ТАБЛИЦА 15

Условия опытов, как и в предыдущем случае (табл. 14), но только семена сохли 74 дня. Начало опытов $3^h$ 25/IV 1931 г.

| Семена размачивались 24 часа в | Количество семян | Действие эфира в течение | Всхожесть через 71 час в процентах |
|---|---|---|---|
| Дистиллированной $H_2O$<br>0,2 mol $KNO_3$ | 100<br>200 | 45 мин. | 32,2 ± 4,73<br>43,5 ± 3,51 |
| Дистиллированной $H_2O$<br>0,2 mol $KNO_3$ | 100<br>200 | 60 мин. | 16,2 ± 3,68<br>44,0 ± 3,51 |

Из таблицы 15 видно, что результаты опытов аналогичны предыдущим опытам (таблица 14).

### в) Опыты с промыванием семян водой

Длительность промывания семян водой, подвергнутых действию азотнокислых солей, не устраняет стимулирующего действия этих солей на семена. Так например, автором было установлено, что $Ca(NO_3)_2$, $Mg(NO_3)_2$ и другие соли сохраняют свое стимулирующее действие, несмотря на длительное их промывание (1, стр. 457).

Из таблицы 16 видно, что всхожесть семян, набухавших в растворе $Ca(NO_3)_2$, не понизилась, несмотря на промывание даже в течение 6,5 часов.

Можно ожидать, что аналогичный эффект получится и с $KNO_3$. Длительное промывание не устраняет также защитного действия азотнокислых солей против ядовитости эфира, как это видно из данных нижеследующего опыта (таблица 17).

### ТАБЛИЦА 16

Семена, набухавшие в 5% растворе $Ca(NO_3)_2$ в течение 24 часов промывались проточной водой, а затем высевались для проращивания. Опыты производились при 21—24° С

| Семена набухали в 5% растворе $Ca(NO_3)_2$ | Семена промывались в течение | Количество семян | Всхожесть в процентах через 14 дней |
|---|---|---|---|
| 22 часа | 0 часов | 2 × 450 | 64,6 ± 1,59 |
| Контрольный | | 2 × 460 | 45,7 ± 1,64 |
| 56 часов | 4 часа | 2 × 175 | 85,8 ± 1,87 |
| Контрольный | | 2 × 480 | 39,3 ± 1,57 |
| 24 часа | 6,5 часов | 2 × 200 | 84,8 ± 1,79 |
| Контрольный | | 2 × 200 | 76,2 ± 2,13 |

### ТАБЛИЦА 17

| Семена размачивались 24 часа в | Действие эфира | Промывались | Всхожесть через 4 дня |
|---|---|---|---|
| дестиллированной $H_2O$ | 4,5 часа | 6 часов | 10,5 ± 1,25 |
| 5% $Ca(NO_3)_2$ | | | 20,7 ± 1,75 |
| дестиллированной $H_2O$ | 6 часов | 6 часов | 4,1 ± 0,81 |
| 5% $Ca(NO_3)_2$ | | | 13,3 ± 1,39 |

Из опытов с промыванием семян водой очевидно следует, что азотнокислый калий либо прочно связывается коллоидами семени и в таком состоянии оказывает свое стимулирующее действие, либо производит какие-то изменения в живой системе семени необратимого характера, не связываясь прочно семенем и будучи даже вымытым. К сожалению опытов над тем, связывается ли азотнокислый калий или вымывается, поставлено не было.

Во всех опытах, приводимых выше, всхожесть семян, набухавших в растворе солей, сравнивалась со всхожестью семян, набухавших в дестиллированной воде. Тут может возникнуть вопрос о том, не является ли всхожесть семян, набухавших в растворе $KNO_3$, так сказать, нормальной, а прорастание семян, набухавших в дестиллированной воде, угнетенным в результате ядовитости дестиллированной воды?

При ближайшем анализе данных опытов вопрос об ядовитости дестиллированной воды отпадает, так как, во-первых, вымачивание семян в дестиллированной воде приводит также к некоторой стимуляции их прорастания. Так, например, всхожесть семян, набухавших в дестиллированной воде, при 7,5° С = 9,8 ± 0,87 (таблица 1). Во-вторых, скорость прорастания семян, вымоченных в дестиллированной воде, больше, чем у семян, не набухавших предварительно в воде (сухой контроль). Так например, высеянные сухими семена дают через 4 дня всхожесть 25,5 ± 2,18, а через 8 дней — 62,0 ± 2,43, в то время как у набухавших в течение 24 часов предварительно в дестиллированной воде семян всхожесть через 4 дня = 65,5 ± 1,94. В-третьих, в целом ряде опытов всхожесть сухих и набухавших в дистиллированной воде семян бывает одинаковой, как это видно, например, хотя бы из таблицы 8, где приводятся данные опытов с промораживанием семян. Здесь всхожесть сухих семян = 65,5±2,32, а вымоченных в дистиллированной воде = 62,5±2,42 (см. также табл. 9,11 и 12). В-четвертых, всхожесть у семян, высеянных сухими на растворах сахара, меньше, чем у семян, набухавших в дистиллированной воде, как это следует из таблицы 6.

Из приводимых выше опытных данных о действии $KNO_3$ на физиологические свойства семян *A. retroflexus* следует: 1) набухавшие в растворе $KNO_3$ семена оказываются менее чувствительными к угнетающему действию света и низкой температуры, ядовитости эфира, длительного высушивания как на воздухе, так и в эксикаторе над серной кислотой; 2) под влиянием $KNO_3$ изменяется сосущая сила семян и 3) промывание, промораживание и сушка не устраняют стимулирующего действия $KNO_3$ на физиологические свойства семян.

Учитывая такое разнообразие эффекта действия азотнокислого калия, можно полагать, что под влиянием набухания в растворе $KNO_3$ к живых клетках семени происходят какие-то изменения в основных биохимических процессах семени. Может быть, изменяются свойства энзиматической системы семени, а может быть, под влиянием $KNO_3$ состояние био-коллоидов семени необратимо изменяется, тем более, что аналогично $KNO_3$ повидимому действуют также и другие одно-, дву- и трехвалентные соли азотной кислоты, если судить по защитному их действию против ядовитости эфира и фенола. При этом по силе защитного действия катионы и анионы располагаются в лиотропные ряды (1).

Кроме того стимулирующее свойство $KNO_3$ в семенах может сохраняться в течение продолжительного времени и проявляться при развитии из этих семян проростков, что видно из приводимых ниже опытов с семенами *Phleum pratense* L.

Семена *Phleum pratense* L. урожая 21/VII 1929 г. набухали в течение 24 часов в 0,2 mol растворе $KNO_3$ и в дистиллированной воде при 25° С. Обработанные таким образом семена находились в сухом состоянии с 28/VIII 1930 г. до 7/VIII 1931 г., т. е. в течение почти одного года, при температуре, изменявшейся за это время так: +12°, +27°, +12° С.

Всхожесть семян за это время не изменилась: и в 1930 и в 1931 гг. она равнялась 98—100% у семян, набухавших в воде и в растворе $KNO_3$. Эти пролежавшие год семена 7/III 1931 г. были высеяны на фильтровальной бумаге в небольших кристаллизаторах в темноте при 19-20° С. Через 6 дней после посева была измерена длина листочков у проростков. Результаты измерений приводятся в таблице 18.

Из этой таблицы видно, что длина первых листочков у проростков, выросших из набухавших в растворе $KNO_3$ семян, больше, чем у контрольных, так как $t > 3$.

Защитное действие солей на семена против неблагоприятных влияний внешних условий должно иметь большое биологическое значение для прорастания семян, находящихся в природных условиях.

Почвенные солевые растворы могут оказывать на семена защитное действие от чрезмерного вредного высушивания, может быть, от вымерзания, угнетающего действия света и т. п., не говоря уже о стимулирующем их действии на развитие из этих семян растений. Проростки, развивающиеся из семян, обработанных химическим веществом, получают в этом случае как бы химическую закалку.

ТАБЛИЦА 18

| Семена размачивались 24 часа в | Количество измеренных проростков | Средняя длина листочков в *мм* |
|---|---|---|
| 0,2 mol $KNO_3$ | 152 | 14,23 ± 0,23 |
| дестиллированной $H_2O$ | 169 | 11,63 ± 0,18 |
| | | ± 2,60 |

$$t = \frac{d}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = \frac{2,60}{0,29} = 8,27$$

При опытах над стимуляцией семян химическими веществами в природных условиях очевидно нужно учитывать возможное действие солей почвенных растворов, а потому только такие вещества могут оказать видимую стимуляцию, эффект которой может иметь какое-либо практическое значение, действие которых будет сильнее, чем действие солей почвы.

Действие стимулятора должно быть настолько интенсивным, чтобы внешние факторы, при которых прорастают семена и развиваются из них растения, не уничтожали бы его действия. Только в таком случае можно ожидать эффекта от стимуляции.

## Литература

1. Axentjeff. B. Biochem. Zeitschr. Bd. 211, 454—467. 1929.—2. Заленский В. Р. Материалы к биологии прорастания сорняков. Саратов. 1919. — 3. Baar H. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Abt. 1, Heft 1—3, 1919, 1—11. — 4. Красносельская-Максимова. Новые данные по физиологии прорастания семян. Дост. и перспективы в обл. прикл. ботан., генет. и селекц. Ленинград. 1929.

---

## B. AXENTIEFF.

# Über die Veränderung der Eigenschaften der Samen unter dem Einfluss chemischer Behandlung

### Zusammenfassung

1. Untersucht wurde die Frage, in welchem Maasse chemische Stimulierung die physiologischen Eigenschaften des Samens verändert; in welcher Weise vorhergehende Stimulierung das Verhalten keimender Samen gegenüber Licht, Temperatur, Giftstoffen, Trocknen beeinflusst und auf welche Weise das Stimulans auf die Saugkraft der Samen wirkt.

2. Keimversuche mit 18—24 Stunden lang in 0.2 mol $KNO_3$-Lösung gequollenen Samen von *Amaranthus retroflexus* L. haben gezeigt, dass dieselben gegen die keimungshemmende Wirkung folgender Faktoren: Licht, Temperatur, Aether und Phenol, anhaltendes Trocknen eine grössere Widerstandskraft besitzen. Die Saugkraft der mit $KNO_3$ behandelten Samen nimmt zu, wie dieses Keimversuche mit solchen Samen auf Sacharoselösungen verschiedener Konzentration gezeigt haben.

Unter dem Einfluss von $KNO_3$ vermindert sich die Keimungsgeschwindigkeit der *A. retroflexus*-Samen; auch erweist sich der Quellungsgrad geringer als bei den Kontrollsamen (gequollen in destill. Wasser).

3. Weder Durchfrierenlassen der Samen, noch anhaltendes Spülen mit Wasser, noch andauerndes Trocknen heben die stimulierende Wirkung des $KNO_3$ auf.

4. Aus Versuchen unter stimulierender $KNO_3$-Wirkung geht hervor, dass durch den Einfluss dieses Salzes eine Reihe von physiologischen Eigenschaften der Samen sich verändert: der Lebenstonus der lebenden Samenzellen steigt im allgemeinen an. Kalisalpeter übt eine Schutzwirkung gegen den hemmenden Einfluss der äusseren Faktoren aus.

5. In Erwägung des gesagten ist anzunehmen, dass Kalisalpeter gewisse bei der Samenkeimung sich abspielende biochemische Grundprozesse beeinflusst. Möglicherweise wirkt dieses Salz auf das enzymatische System des Samens und vielleicht auf dessen Biokolloide, indem es den Zustand der letzteren irreversibel ändert.

6. Die schützende Wirkung des Salzes dürfte wohl von grosser Bedeutung für Samen unter natürlichen Bedingungen sein. Bodensalzlösungen können einerseits eine stimulierende Wirkung auf die Samenkeimung und andererseits eine schützende auf die Samen gegenüber ungünstigen Faktoren ausüben.

7. Die Möglichkeit durch chemische Behandlung physiologische und biologische Eigenschaften der Samen zu verändern ist von grosser praktischer Bedeutung.

Odessa.
Botanisches Institut
1931

## Д. Н. БЕКЕТОВСКИЙ

# К биологии плодоношения форм желтой акации; обыкновенной (Caragana arborescens Lam.) и плакучей (Caragana arborescens Lam. var. pendula hort.)

### (Материалы к изучению гетерогенных форм)

С 5 рисунками

(Получено 25 IX 1933)

В 1927 г. при осмотре древесных насаждений Пензенского садово-огородного техникума автором были собраны для посева семена плакучей формы желтой акации (*Caragana arborescens* Lam. var. *pendula* hort.) в целях изучения вопроса, передается ли плакучесть растения по наследству. Осенью того же года собранные семена были высеяны в грунт в учебном хозяйстве Кубанского сельскохозяйственного института Круглик I (под Краснодаром) на опытном участке кафедры общего садоводства. По истечении четырех лет, весной 1932 г., в питомнике можно было наблюдать прекрасно развившиеся деревца желтой акации (рис. 1). Крона всех растений (36 экземпляров) была развита совершенно нормально, ни у одного экземпляра не наблюдалось и признака плакучести, наоборот в каждой кроне можно было усмотреть тяготение к более компактной пирамидальной форме, которая является характерной для молодых экземпляров типовой формы желтой акации. В течение вегетаций 1932 и 1933 гг. изменений в габитусе кроны молодых акаций точно так же не было замечено.

При посеве семян плакучей акации получение нормальных крон типовой формы очевидно объясняется результатом перекрестного опыления при территориальной близости к плакучим акациям экземпляров типовой формы, весьма распространенной в Пензе и ее районе, где она употребляется при обсадке садов, для живых изгородей и т. д. На основании полученных данных можно было предполагать, что самоопыление у плакучей формы отсутствует, очень легко происходит скрещивание с типовой формой, причем у гибридов плакучесть является рецессивным признаком.

Для проверки отмеченных предположений и в то же время для выявления жизнеспособности плакучей акации, которая, по Коржинскому[1], является одной из гетерогенных вариаций, вообще отличающихся малой жизнеспособностью, было решено провести, с одной стороны, опыты скрещивания обеих форм, а с другой—изучение различных моментов биологии цветения и плодоношения этих растений, а именно способности исследуемых акаций к самоопылению, гейтоногамии и партенокарпии. Был выяснен также коэфициент полезной, т. е. удерживающейся к моменту созревания плодов, завязи, и наконец изучалась жизнеспособность пыльцы обеих акаций.

---

[1] Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. Зап. Акад. Наук. IX, 2 (1899).

Работа была проведена весной и летом 1933 г. в декоративном питомнике городского сада г. Краснодара[1], где имелись обе формы желтой акации—типовая и плакучая (*Caragana arborescens* Lam. и *C. a.* Lam. var. *pendula* hort.).

С 9 по 12 мая, когда происходило цветение желтой акации, и был поставлен намеченный опыт. Фактически цветение началось раньше указанного числа, но для постановки опыта было вполне достаточно нераспустившихся цветков, находившихся в это время на желтой акации.

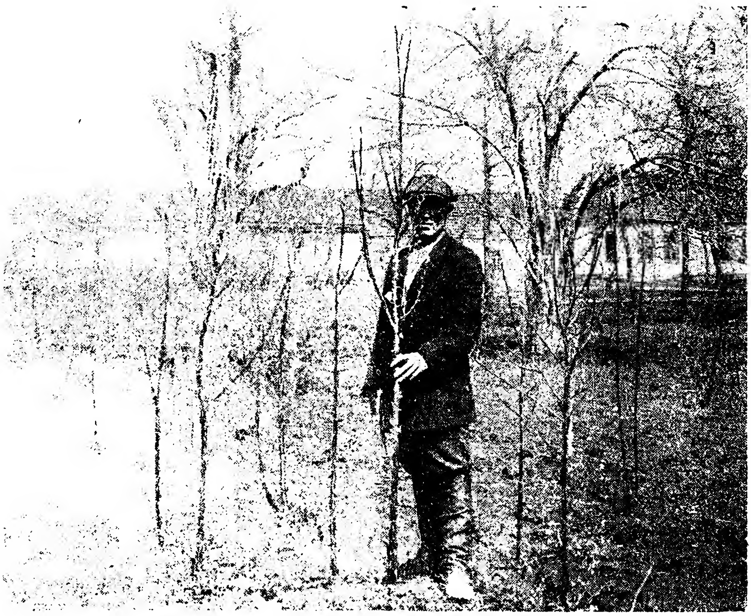


Рис. 1. Сеянцы плакучей формы желтой акации.

Для сбора пыльцы срывались бутоны, готовые раскрыться, приносились в комнату, здесь через некоторое время раскрывались пинцетом, после чего из раскрывшихся к этому времени пыльников пыльца при помощи того же пинцета в достаточном количестве вытряхивалась на белый лист бумаги. Пыльца, собранная описанным образом и сохранявшаяся в бумажных пакетах, на следующий день употреблялась для скрещивания и для посевов на растворах сахаров различных концентраций.

Для кастрации отбирались бутоны достаточно молодые, так как вследствие сильно выраженной протерандрии пыльники у желтой акации лопаются еще до распускания венчика. Поэтому необходимо спешить, чтобы не запоздать с кастрацией. Однако после указанной операции, в виду более позднего развития пестика, нанесение на рыльце цветков пыльцы или раздражающих агентов производилось только на следующий день. Для такого перенесения пыльцы употреблялась обыкновенная волосяная кисточка для рисования.

---

[1] Пользуюсь случаем выразить мою благодарность главному садоводу указанного сада А. Е. Романову, предоставившему мне все возможности для проведения как данной работы, так и ряда других.

Трудность скрещивания заключалась в большой нежности игольчатого рыльца и в глубоком погружении его в лодочку околоцветника. При гибридизации производились повторные опыления.

9 и 10 мая на плакучей (рис. 2), а 11 мая на обыкновенной акации (рис. 3) были проведены скрещивания. При этом на плакучей форме было опылено пыльцой типовой формы 30 цветков, а в обратной комбинации—31 цветок. Тотчас же после опыления на каждый цветок надевался изолятор из густой марли, чтобы прекратить к цветку всякий доступ насекомых.

Рис. 2. Плакучая форма желтой акации.

11 же мая на плакучей акации был поставлен опыт по выяснению способности этой формы к гейтоногамии, или соседскому опылению. Для этого в три изолятора было заключено 33 цветка (12+3+18 цветков) и 21 цветок на типовой форме тоже в 3 изолятора (4+9+8 цветка). Параллельно с этим с изоляцией каждого отдельного цветка был поставлен опыт на выяснение способности обеих форм к самоопылению. На каждом опытном растении было заключено в изоляторы по 15 цветков.

13 мая окончилось цветение даже запоздавших цветков (с большим запозданием отмечено цветение на плакучей форме), а 15 мая на всех растениях вполне четко обозначились шилообразные завязи. 6 июня был произведен первый осмотр всех опытов с учетом полученных результатов.

На плакучей акации в опыте по гейтоногамии из 33 цветков развили завязь только 2 цветка и на типовой форме из 21 цветка образовали завязь тоже 2. При втором осмотре опытных растений, 13/VII,—показатели оставались те же. В изоляторах, поставленных на самоопыление, завязей не образовалось.

Сводку полученных результатов дает нижеприводимая таблица.

| Тема опыта | Типовая форма | | | | Плакучая форма | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Заключено в изолятор цветков | Осмотр 6 VI | Осмотр 13/VII | Процент | Заключено в изолятор цветков | Осмотр 6/VI | Осмотр 13 VII | Процент |
| Гейтоногамия . . | 21 | 2 | 2 | 9,5 | 33 | 2 | 2 | 6,0 |
| Самоопыление . . | 15 | 4 | 0 | 0 | 15 | 2 | 0 | 0 |

Таким образом гейтоногамия возможна как у типовой формы желтой акации, так и у гетерогенной, хотя и в очень ограниченном проценте. Едва ли можно сказать, что здесь мы имеем дело с гейтоногамией, хотя при опыте и была сохранена обстановка, благоприятствующая такому соседскому опылению. Если учесть, что пыльца желтой акации не обладает летучестью, а растение является типично энтомофильным, то правильнее всего считать, что здесь мы наблюдаем факт самоопыления. Собранные плоды были однозерными.

Одновременно с опытом на выяснение у желтой акации гейтоногамии был поставлен опыт на выяснение способности у обеих форм к образованию партенокарпических плодов при специальном раздражении (стимулятивная партенокарпия) и без раздражения (вегетативная партенокарпия).

Раздражающими агентами были выбраны пыльца лещины (*Corylus avellana* L.) и споры плауна (*Lycopodium clavatum* L.). После предварительной кастрации указанные агенты наносились на рыльце опытных растений, а затем цветки помещались в марлевые изоляторы. Интересно отметить, что до 16/V как эти цветки, так и поставленные под изоляторы на выяснение возможности самоопыления, не сбрасывали своих венчиков. Очевидно отсутствие опыления задерживало этот процесс.

Рис. 3. Типовая форма желтой акации (в начале листопада).

При постановке опыта на выяснение возможности вегетативной партенокарпии на рыльца опытных цветков раздражающие агенты не наносились; тотчас же после кастрации цветки помещались в изоляторы. Осмотр был произведен в вышеуказанные сроки. Полученные результаты приведены в следующей таблице:

| Раздражающие агенты | Типовая форма | | | | Плакучая форма | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Раздражено соцветий | Осмотр 6/VI | Осмотр 13/VII | Процент | Раздражено соцветий | Осмотр 6/VI | Осмотр 13/VII | Процент |
| Ликоподий . . . . . . | 30 | 1 | 1 | 3,3 | 20 | 2 | 0 | 0 |
| Пыльца орешника . . | 10 | 0 | 0 | 0 | 20 | 12 | 0 | 0 |
| Вегетативная партенокарпия . . . . . . . . | 20 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 |

Как показывает таблица, партенокарпические плоды в некоторых случаях, например у плакучей формы при раздражении ее рылец пыльцой орешника, начинали развиваться в достаточно большом количестве, но затем этот процесс прекращался, и завязи опадали. До конца развилась завязь только на типовой форме при раздражении цветков спорами ликоподия (3,3 %).

Большинство цветков, подвергавшихся скрещиванию, так же как и при опыте на выяснение самоопыления, долго не теряли своих венчиков. Эта деталь была хорошим показателем того, что оплодотворение по какой-то причине не произошло. Возможно, что опылявшиеся рыльца в момент нанесения пыльцы были слишком молоды. Поэтому через два дня после первого опыления было произведено второе. В это время околоцветники и рыльца опыляемых цветков были вполне свежими.

При первом осмотре — 6/VI — на плакучей акации было отмечено 16 завязей, полученных в результате скрещивания; на типовой форме—3. Однако ко второму осмотру в первом случае осталось 2 завязи, или 6,6% и во втором — 3, или 9,6 %. Все остальные завязи опали.

О полученных результатах можно судить по следующей таблице:

| Комбинации скрещиваний | Опылено цветков | Осмотр 6/VI | Осмотр 13/VII | Процент удачных скрещиваний |
|---|---|---|---|---|
| *Caragana arborescens* ♀ × *C. a.* var. *pendula* ♂ . . . . . . . . . . | 30 | 16 | 2 | 6,6 |
| *C. a.* var. *pendula* ♀ × *Caragana arborescens* ♂ . . . . . . . . . | 31 | 3 | 3 | 9,6 |

Уже при первом осмотре можно было учесть количество семян в завязях. С одной стороны, это легко было сделать прощупыванием боба, с другой — семена очень хорошо обрисовывались на свету сквозь зеленую оболочку плода. В то время как в плодах, полученных в результате самоопыления, было всего по одному семени, в плодах, полученных от скрещивания, было по 4-5 семян. Других отличий, например по размеру, между опытными и типовыми плодами обеих форм не наблюдалось. В то же время масштаб плодов типовой формы (длина боба в среднем 5,3 *см*) был значительно больше плодов плакучей акации (3,6 *см*).

Семена, полученные в результате гибридизации, были собраны и в дальнейшем будут высеяны для изучения наследственного состава $F_1$.

С самого начала цветения особенно на плакучей форме было замечено, что некоторые цветы уже в состоянии бутона прекращали свое развитие, желтели и опадали. Поэтому скрещивания производились на вполне здоровых и сильных цветках. А так как наблюдения предыдущих лет показали, что выпадение развивающихся плодов происходит и в дальнейшем, то было поставлено в задачу проследить на обеих акациях, как много завязей достигнет полного развития и созревания, т. е. было намечено определение коэфициента полезной завязи. Процесс постепенного уменьшения завязей на обеих акациях дает нам нижеследующая таблица:

| Опытные растения | Сроки подсчетов | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 8/V | 16/V | 6/VI | 13/VII | Процент |
| *Caragana arborescens* . . . . . . . | 407 | 286 | 260 | 161 | 39,5 |
| *C. a.* var. *pendula* . . . . . . . . | 77 | 24 | 15 | 4 | 5.1 |

Как показывают цифры, процесс сбрасывания акациями избыточной завязи наиболее энергично протекал в мае, особенно же заметно было выпадение еще нераспустившихся бутонов и молодых завязей непосредственно после отцветания.

Эти наблюдения интересны в том отношении, что они дают нам значительную поправку на показатель удачных скрещиваний. Мы не можем утверждать, что полученный коэфициент не был бы больше, если бы сбрасывания избыточной завязи не происходило и после цветения. С другой стороны, следует с определенностью отметить, что плакучая форма, как гетерогенная вариация, обладала значительно пониженным плодоношением, что показала общая урожайность той и другой формы.

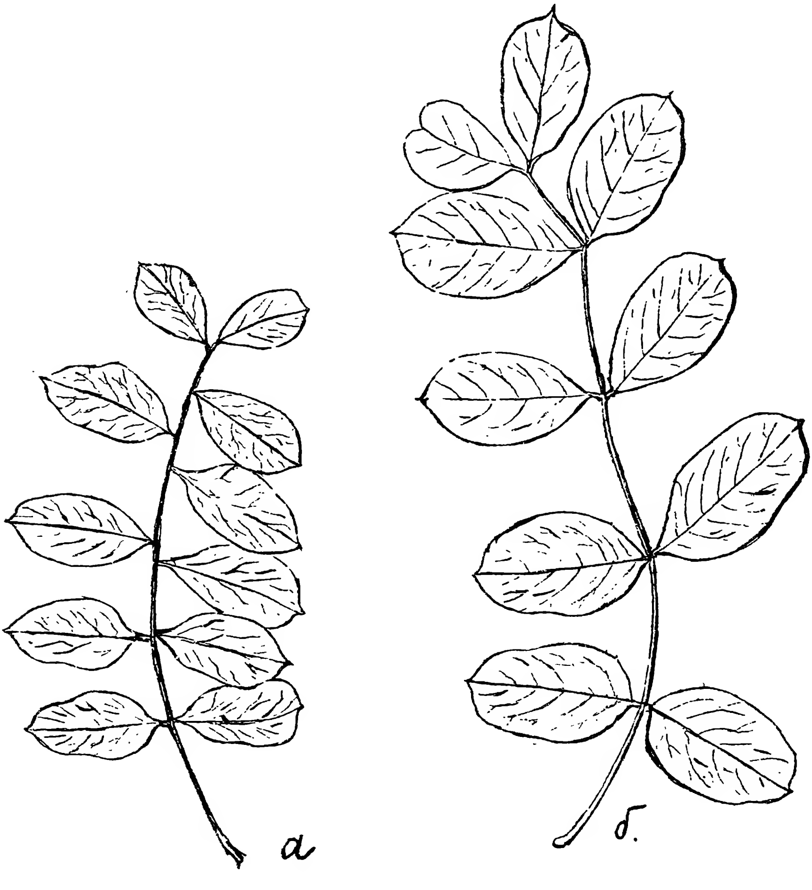


Рис. 4. Листья (в натур. велич.) верхней части побегов опытных экземпляров желтой акации: а) плакучей формы, б) типовой формы.

По Коржинскому, как уже отмечалось выше, такое ослабленное плодоношение, характерное для большинства гетерогенных форм, обусловлено или расшатанностью их половой системы или морфологическим несовершенством полового аппарата. При проведении данной работы у плакучей акации ни разу не было обнаружено морфологической дефективности цветков. Единственное, что бросалось в глаза — это меньший размер цветков при сравнении их с цветками типовой формы. Этот же признак отмечен в размерах листьев (рис. 4), плодов (рис. 5) и наконец самого растения. Так, длина листьев у плакучей формы в среднем 7,3 *см*, у типовой формы — 9,8 *см*. Размер листочков у плакучей формы 1,8 × 0,9 *см*, у типовой — 2,2 × 1,1 *см*. Плакучие экземпляры желтой акации слабее растений типовой формы.

Также было отмечено запаздывание в цветении плакучей акации. Возможно, что некоторую роль в этом факте играло наличие прививки и особенно запаздывающего в своем развитии подвоя. Как известно, плакучие вариации обыкновенно прививаются на растениях типовой формы.

Хорошим показателем устойчивости гетерогенной формы должна служить жизнеспособность и половая активность ее пыльцы. Отрицательными признаками, указывающими на малую жизнеспособность пыльцы, можно считать недоразвитость пыльцевых зерен, их щуплость и отсутствие способности развивать пыльцевые трубки на подходящей среде. Исследования под микроскопом показали, что морфологической разницы между пыльцевыми зернами типовой и плакучей форм желтой акации не наблюдалось. Дефективных пыльцевых зерен у обеих акаций отмечено не было.

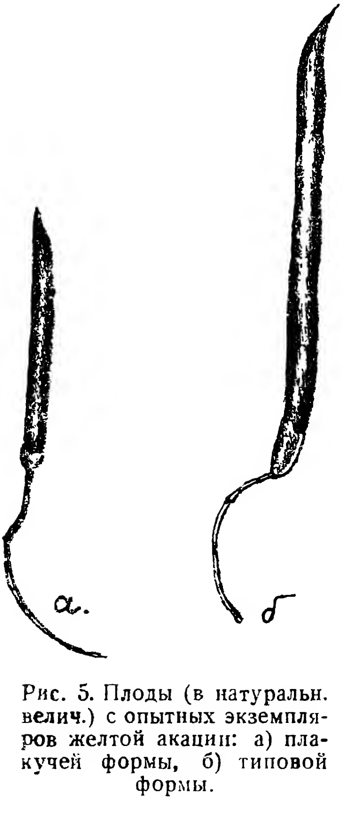


Рис. 5. Плоды (в натуральн. велич.) с опытных экземпляров желтой акации: а) плакучей формы, б) типовой формы.

Для выявления биологических особенностей изучаемой пыльцы необходимо было подыскать подходящую среду, на которой пыльца могла бы развить пыльцевые трубки. Рекогносцировочные посевы пыльцы на растворах сахаров различной концентрации показали, что далеко не все испытываемые сахара (левулёза, глюкоза, сахароза и тростниковый сахар [1]) одинаково хорошо вызывают развитие пыльцевой трубки. Так, пыльца типовой формы акации совсем не прорастала на различных (2,5 %, 5 %, 10 % и 25 %) растворах глюкозы и на концентрированных (10 %, 25 %) растворах левулёзы; пыльца же плакучей формы не прорастала на растворах левулёзы и на слабых (5 %, 2,5 %) растворах глюкозы. Пыльца была посеяна на следующий день после сбора.

Посев производился при помощи волосяной кисточки, легким ударом по которой пыльца стряхивалась в каплю сахарного раствора на предметном стекле; последнее помещалось во влажную камеру при обычной комнатной температуре (18° С). Стеклянные колокола, употреблявшиеся для влажной камеры, выстланные смоченной фильтрованной бумагой внутри, помещались на рассеянном свете.

Наиболее эффективное прорастание пыльцы типовой формы наблюдалось на 10 % тростниковом сахаре — 50,5 % и на 2,5 % левулёзе — 36,0 % проросших пыльцевых трубок от общего количества пыльцевых зерен в поле зрения микроскопа (каждая приводимая цифра —

---

[1] В настоящей работе под именем сахарозы везде указывается сахароза химически чистая, а под именем тростникового сахара — кристаллический сахар, известный в продаже под названием „сахарный песок“.

среднее арифметическое из четырех подсчетов). Гетерогенная форма наиболее энергично прорастала на 10% тростниковом сахаре — отмечено 70% проросших пыльцевых зерен — и на 5% сахарозе — 77%. Пыльцевые трубки были развиты очень хорошо, особенно же у плакучей формы. Наиболее подробно картину прорастания пыльцы желтой акации можно видеть из следующей таблицы:

| Раствор сахара | Прорастание пыльцы | | Раствор сахара | Прорастание пыльцы | |
|---|---|---|---|---|---|
| | типовой формы | плакучей формы | | типовой формы | плакучей формы |
| Сахароза 2,5% | 8,2% | 21,2% | Левулёза 2,5% | 36,0% | 0 |
| „ 5% | 0 | 77,0% | „ 5% | 20,0% | 0 |
| „ 10% | 14,0% | 30,0% | „ 10% | 0 | 0 |
| „ 25% | 27,0% | 0 | „ 25% | 0 | 0 |
| Тростниковый сахар 2,5% | 10,0% | 36,8% | Глюкоза 2,5% | 0 | 0 |
| „ „ 5% | 24,1% | 58,0% | „ 5% | 0 | 0 |
| „ „ 10% | 50,5% | 70,0% | „ 10% | 0 | 5,1% |
| „ „ 25% | 0 | 0 | „ 25% | 0 | 0 |

В общем можно сказать, что наибольший эффект при развитии пыльцевых трубок был получен на растворах тростникового сахара и сахарозы.

Через 6 дней хранения пыльцы в лабораторных условиях в бумажном пакетике она была высеяна снова. При этом для посева были взяты только те растворы сахаров, которые дали наибольший эффект при первом посеве. Были получены следующие результаты:

| Раствор сахара | Прорастание пыльцы | |
|---|---|---|
| | типовой формы | плакучей формы |
| Сахароза 5% | не сеялось | 21,2% |
| „ 25% | 30,1% | не сеялось |
| Тростниковый сахар 10% | 32,2% | 44.2% |
| Левулеза 2,5% | 22,1% | не сеялось |
| Глюкоза 10% | не сеялось | 0 |

Полученные цифры показывают уменьшение энергии прорастания пыльцы обеих форм; однако и по истечении 6 суток хранения пыльцы эта энергия была весьма значительна. Так, например, пыльца типовой формы на 10% растворе тростникового сахара, вместо 50,5%, дала 32,2%; пыльца плакучей акации вместо 70,0%—44,2%.

Цифры, только-что рассмотренные, а равным образом и вышеуказанные, указывают на большую жизнеспособность пыльцы описываемой гетерогенной формы. При скрещивании (см. таблицу с результатами гибридизации) ее половая активность была немногим меньше, чем у пыльцы типовой формы: при опылении пыльцой типовой формы было получено 9,6% удачных скрещиваний, при опылении пыльцой плакучей акации — 6,6%.

При положительных чертах, характеризующих достаточную жизнеспособность рассмотренной гетерогенной вариации (опыление типовой формы ее пыльцой, хорошая жизнеспособность последней, интенсивное развитие пыльцевых трубок и пр.), это растение, будучи культивируемо в садовой обстановке, вполне может быть опылителем типовой формы; в одинаковой мере, как показали наши опыты, типовая форма может быть опылителем плакучей акации. Поэтому, по всей вероятности, при посеве семян гетерогенной формы, собранной в саду Пензенского садово-огородного техникума, мы имели дело с гибридами, полученными в результате перекрестного опыления между плакучей и типовой акациями. Точно также можно предполагать, что отсутствие у полученных в наших посевах сеянцев, которые следует считать как $F_1$, плакучести или переходных вариаций к типовой форме. объясняется рецессивностью признака плакучести. Совершенно аналогичное явление автор[1] наблюдал в 1931 г. при посевах семян плакучей шелковицы (*Morus alba* L. var *pendula* C. S.) из плодов, полученных им в результате скрещивания указанной вариации и типовой формы шелковицы: все сеянцы имели совершенно нормальную крону без всякого признака плакучести.

## Резюме

1. Семена, собранные с плакучей формы желтой акации (*Caragana arborescens* Lam. v. *pendula* hort.), дали сеянцы с совершенно нормальной кроной, без всяких признаков плакучести.

2. В опыте по выяснению способности типовой формы желтой акации (*Caragana arborescens* Lam.) к гейтоногамии при постановке под марлевые изоляторы 33 цветков было получено 2 плода, или 6,0% от общего количества опытных цветков; плакучая форма из 21 цветка образовала 2 плода, или 9,5%.

3. При выяснении способности обеих форм желтой акации к естественному без вмешательства экспериментатора самоопылению, плодов не было получено.

4. При раздражении спорами плауна (*Lycopodium clavatum* L.) рылец 30 цветков типовой формы был получен 1 партенокарпический плод, или 3,3%. Плакучая форма партенокарпических плодов не дала. Раздражение рылец обеих форм пыльцей орешника (*Corylus avellana* L.) положительного эффекта не дало.

5. Цветки обеих форм акации, вследствие изоляции не получившие пыльцы или опыленные раньше наступления готовности рыльца к опылению, цветут гораздо продолжительнее цветков, получивших своевременное опыление.

6. При скрещивании типовой формы желтой акации с ее плакучей формой (*Caragana arborescens* ♀ × *C. a.* var. *pendula* ♂) от 30 скрещиваний получено 2 плода, или 6,6%; при обратном же сочетании тех же растений (*Caragana arborescens* var. *pendula* ♀ × *Caragana arborescens* ♂) при опылении 31 цветка получено 3 плода, или 9,6% удачных скрещиваний.

7. Плоды, полученные в результате опыта на выяснение возможности у обеих форм акации гейтоногамии, были односемянны; плоды же, полученные в результате скрещиваний, имели по 4-5 семян. Разницы в размерах между опытными и контрольными плодами не наблюдалось.

8. Урожайность гетерогенной вариации была слабее типовой формы. Размер ее цветков и плодов был меньшего масштаба, чем у типовой формы.

---

[1] Бекетовский Д. Н. К биологии плодоношения шелковиц розовой (*Morus alba* L. var. *rosea*) и плакучей (*Morus alba* L. var. *pendula* C. S.). Тр. Сев.-Кавк. ин-та спец. и техн. культ. I, 3 (1932) 36.

9. С начала развития бутонов и до конца созревания плодов у обеих акаций идет постоянный процесс сбрасывания избыточной завязи. Коэфициент полезной завязи для типовой формы желтой акации — 39,5%, для плакучей — 5,1%.

10. Пыльца для скрещиваний собиралась накануне и сохранялась в бумажных пакетах. Дефективности и морфологических различий между пыльцой обеих форм обнаружено не было.

11. Для выявления жизнеспособности пыльцы она высевалась на растворы сахаров различных концентраций. Наилучшей средой для прорастания пыльцы обеих форм оказались сахароза и тростниковый сахар. Наибольшее количество проросшей пыльцы у типовой формы было 50,5% при посеве на 10% растворе тростникового сахара, у плакучей формы — 77,0% при посеве на 5% растворе сахарозы.

12. Повторные (через 6 дней) посевы пыльцы на средах, дававших наибольшее количество развившихся пыльцевых трубок, дали заметное снижение энергии прорастания (вместо указанных 50,5%, та же пыльца и на том же растворе сахара дала 32,2% и вместо 70,0%—44,%).

## Выводы

1. Плакучая желтая акация, несмотря на свое гетерогенное происхождение, обильно цветет и в достаточной мере плодоносит.

2. *Caragana arborescens* и *C. a.* var. *pendula* вполне взаимнофертильны, а так как данные растения являются в то же время и типичными энтомофилами, то очевидно плакучие экземпляры при соседстве с растениями типовой формы дают гибридные плоды.

3. Ввиду развития из семян плакучих акаций, предположительно принятых за гибридные, сеянцев типовой формы, признак плакучести повидимому является рецессивным.

4. Для массового разведения в питомниках типовой формы желтой акации с одинаковым успехом можно использовать и семена с экземпляров плакучей акации, если они росли поблизости от типовой формы.

5. Типовая форма выявила себя хорошим опылителем для плакучей акации, так как число плодов, полученное при скрещивании, превосходило коэфициент полезной завязи рассматриваемого растения, определенный в данной работе.

6. При скрещивании желтых акаций, в виду наличия протерандрии и необходимости кастрировать цветок до начала раскрывания венчика, следует производить более позднее или повторное опыление.

7. При выяснении способности обеих акаций к гейтоногамии полученные плоды нужно рассматривать как результат самоопыления, так как пыльца акаций не обладает летучестью и не стряхивается из верхних цветков на расположенные ниже.

8. Заключение некастрированных цветков акации в изоляторы во многих случаях задерживало опадение венчика, что следует объяснить отсутствием опыления, самоопыление же происходит лишь у незначительного процента цветков.

9. В связи с непрекращающимся выпадением завязи акаций в течение всего двухмесячного периода развития и созревания их плодов, реальную урожайность этих растений можно определить лишь незадолго до созревания плодов.

10. Возможно, что слабое плодоношение плакучей акации связано не только с расшатанностью половой системы, как объясняет подоб-

ное явление для гетерогенных форм **Коржинский**, но равным образом со слабым и замедленным ростом, с меньшим размером листа и всей листовой поверхности в целом, как ассимилирующего аппарата, а отсюда с меньшим запасом пластического материала, идущего на построение плодов.

11. Энергичное прорастание пыльцы обеих исследуемых акаций говорит о большей жизнеспособности этой пыльцы. Развитие же пыльцевых трубок при посеве пыльцы спустя 6 дней после ее сбора указывает на полную возможность использовать такую пыльцу для опыления.

Краснодар
Сентябрь, 1933

## D. N. BEKETOWSKIJ

## Zur Biologie des Fruchttragens der gelben Akazie: der gewöhnlichen (Caragana arborescens Lam.), sowie der Trauerakazie (C. a. Lam. var. pendula hort.)

Während seiner Studien auf dem Gebiete der Biologie der Blüte und des Fruchttragens der Baumarten widmete Verfasser seine besondere Aufmerksamkeit der Erforschung der heterogenen Formen in der von S. I. **Korshinsky** angegebenen Richtung, in welcher auch in vorliegender Arbeit die Beschreibung der gelben Akazie gehalten worden ist. Die Arbeiten wurden im Frühling und der Sommer 1933 in der Baumschule des Stadtgartens der Stadt Krasnodar ausgeführt. Die Aufgabe bestand darin Bastarde zwischen der typischen und der Trauerform der gelben Akazie zu finden und die verschiedenen Momente in der Biologie der Blüte und des Fruchttragens dieser Pflanzen zu erforschen und zwar: die Fähigkeit der genannten Akazien zur Selbstbestäubung, Geitonogamie und Parthenokarpie. Ausserdem wurde der Koeffizient der reifenden Fruchtknoten ermittelt und die Lebensfähigkeit des Blütenstaubes der beiden Akazien untersucht.

### Zusammenfassung

1. Von der Trauerform der gelben Akazie (*Caragana arborescens* Lam. var. *pendula* hort.) gesammelte Samen gaben Sämlinge mit ganz normaler Krone ohne jegliche Anzeichen von Herabhängen.

2. Bei dem Versuch zwecks Prüfung der Fähigkeit der gelben Akazie (*Caragana arborescens* Lam.) zur Geitonogamie wurden von 33 in einen Marly Isolator gebrachten Blüten 2 Früchte, d. h. 6,0% von der Gesamtzahl der Versuchsblüten erhalten, während die Trauerakazie von 21 Blüten 2 Früchte, oder 9,5% hervorbrachte.

3. Bei der Prüfung der Fähigkeit beider Akazienformen zu natürlicher Selbstbestäubung, ohne Eingriff des Experimentators wurden keine Früchte erhalten.

4. Bei Reizung der Narben durch Sporen des Bärlapps (*Lycopodium clavatum* L.) wurden bei 30 Blüten der typischen Form eine parthenokarpische Frucht oder 3,3% erhalten. Die Trauerform ergab keine parthenokarpischen Früchte. Die Reizung der Narben beider Akazienabarten mit dem Blütenstaube des Hazelnusstrauches (*Corylus avellana* L.) blieb ohne Erfolg.

5. Blüten beider Akazien, welche infolge von Isolierung keinen Blütenstaub erhalten haben, oder vor dem Eintritt der Bereitschaft der Narbe zur Bestäubung bestäubt worden sind, blühen bedeutend länger als rechtzeitig bestäubte Blüten.

6. Künstliche Fremdbestäubung der typischen Art der gelben Akazie und ihrer Trauerform (*Caragana arborescens* ♀× *Caragana arborescens* var. *pendula* ♂) ergab von 30 Kreuzungen 2 Früchte oder 6,6%; bei umgekehrter Verbindung derselben Pflanzen wurden bei der Bestäubung von 31 Blüten 3 Früchte oder 9,6% gelungener Kreuzungen erzielt.

7. Die Früchte, welche als Resultat des Experimentes zur Prüfung der Möglichkeit der Geitonogamie bei beiden Akazienarten erhalten wurden, waren einsamig; dagegen enthielten die durch Kreuzung erzielten 4-5 Samen. Unterschiede in der Grösse zwischen den Versuchs- und Kontrolfrüchten wurden nicht beobachtet.

8. Die Ergiebigkeit der heterogenen Varietät war geringer als diejenige der typischen Form, und sowohl die Blüten wie die Früchte waren von kleineren Dimensionen.

9. Vom Beginn der Entwicklung der Blütenknospen an bis zum Ende der Fruchtreife verläuft bei den beiden Akazienarten ein beständiger Prozess des Abwerfens der überflüssigen Fruchtknoten. Der Koeffizient der nützlichen Fruchtknoten ist bei der typischen Form der gelben Akazie gleich 39,5% und bei der Trauerakazie gleich 5,1%.

10. Der Pollen zu Kreuzungszwecken wurde am Tage vorher gesammelt und in Papiersäckchen aufbewahrt. Defektivitäten oder morphologische Unterschiede zwischen den Blüten beider Formen wurden nicht gefunden.

11. Zur Feststellung der Lebensfähigkeit des Pollens wurde derselbe auf Zuckerlösungen von verschiedener Konzentration ausgesät. Als bestes Medium zum Aufgehen des Samenstaubes beider Formen erwiesen sich Saccharose und Rohrzucker.[1] Die grösste Quantität aufgegangenen Pollens bei der typischen Form war 50,5%, bei der Ausaat auf 10-prozentige Lösung von Rohrzucker, bei der Trauerakazie 97,0% bei Aussaat auf Saccharoselösung.

12. Wiederholte Aussaat des Pollens (nach 6 Tagen) auf solche Media, welche die grösste Menge von ausgebildeten Pollenröhrchen ergeben hatten, ergab ein bedeutendes Fallen der Keimkraft (statt der angeführten 50,5% ergab derselbe Pollen auf derselben Zuckerlösung 32,2% und statt 70,0% nur 44,2%).

## Schlussfolgerungen

1. Die gelbe Trauerakazie blüht, ungeachtet ihres heterogenen Ursprunges, reichlich und trägt in hinreichendem Masse Frucht.

2. *Caragana arborescens* und *C. a.* var. *pendula* sind durchaus wechselseitig fruchtbar, und da die genannten Pflanzen zugleich auch typisch entomophil sind, so geben offenbar Exemplare der Trauerakazie in Nachbarschaft von Pflanzen der typischen Form hybride Früchte.

3. Angesichts dessen, dass sich Sämlinge der typischen Form aus voraussätzlich hybriden Samen der Trauerakazie entwickeln, scheint das Merkmal des „Herabhängens“ rezessiv zu sein.

4. Zum Massenanbau der typischen Form der gelben Akazie in Baumschulen können mit gleichem Erfolge auch Samen von Exemplaren der Trauerakazie benutzt werden, sobald dieselben in der Nachbarschaft der typischen Form wuchsen.

5. Die typische Form hat sich als ein guter Bestäuber für die Trauerakazie erwiesen, da die bei der Kreuzung erhaltene Anzahl der Früchte, den in der vorliegender Arbeit bestimmten Koeffizienten der nützlichen Fruchtknoten übertrifft.

---

[1] In vorliegender Arbeit ist unter Saccharose stets chemisch reine Saccharose gemeint und unter Rohrzucker solcher in Kristallen, im Handel als Streuzucker bekannt.

6. Bei der Kreuzung der gelber Akazie muss im Hinblick auf die vorhandene Proterandrie und die Notwendigkeit die Blüte vor der Öffnung der Krone zu kastrieren eine spätere oder wiederholte Bestäubung vorgenommen werden.

7. Bei der Prüfung der Fähigkeit der beiden Akazien zur Geitonogamie müssen die erhaltenen Früchte als Resultat der Selbstbestäubung betrachtet werden, da der Pollen der Akazie nicht die Eigenschaft besitzt zu Fliegen und sich nicht von den höher stehenden Blüten auf die tiefer stehenden herabschüttet.

8. Das Einschliessen nichtkastrierter Blüten der Akazie in Isolatoren verzögerte in vielen Fällen das Abfallen der Blumenkrone, was durch fehlende Bestäubung erklärt werden muss, da Selbstbestäubung nur bei einem unbedeutenden Prozentsatz der Blüten stattfindet.

9. In Anbetracht des fortgesetzten Abfallens der Fruchtknoten während der ganzen zweimonatlichen Periode der Entwicklung und des Reifens der Früchte, lässt sich die tatsächliche Ergiebigkeit der Akazie nur kurz vor der Fruchtreife bestimmen.

10. Es ist möglich, dass der geringe Fruchtertrag der Trauerakazie nicht nur mit der Zerrüttung ihres Geschlechtssystems, wie **Korshinsky** die ähnliche Erscheinung bei der heterogenen Form erklärt, sondern auch mit dem schwachen und verlangsamten Wachstum, der geringeren Grösse des Blattes und der ganzen Blattoberfläche überhaupt, als des assimilierenden Apparates und dadurch dem geringeren Vorrat an auf die Fruchtbildung verwendetem plastischen Material, in Zusammenhang steht.

11. Das energische Keimen des Blütenstaubes beider untersuchten Akazien zeugt von der grossen Lebensfähigkeit desselben. Die Entwicklung der Pollenröhrchen bei der Aussaat des Pollens, noch 6 Tage nach seinem Einsammeln, weist auf die vollkommene Möglichkeit hin, nicht nur frisch gesammelten Pollen zur Bestäubung zu verwenden.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 5
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 5

**В. И. ДИАНОВА, А. А. СОСНОВЕЦ и Н. А. СТЕШИНА**

# Сравнительное цито-эмбриологическое исследование разновидностей Parthenium argentatum Gray и Parthenium incanum Gray

Из работ цито-генетической лаборатории ВНИИК и Г. (Всесоюзного Научно-исследовательского Института каучука и гуттаперчи)
С 3 табл. рисунков. (Получено 3/I 1934)

Мексиканское растение гвайюла, *Parthenium argentatum* Gray является эффективным каучуконосом и в настоящее время занимает видное место среди вводимых в культуру каучуконосов в СССР. Целый ряд исследований по гвайюле значительно продвинул вопрос акклиматизации этого растения в СССР. Но несмотря на это, у нас еще до сих пор остаются неразрешенными вопросы: 1) подыскание новых районов для его скорейшего разведения; 2) изучение разнообразия разновидностей; 3) переход на более эффективные сорта. В связи с разрешением этих вопросов перед селекционерами в работе с гвайюлой стоят следующие основные задачи:

1) вывести высококаучуконосные, вполне фертильные, морозостойкие и засухоустойчивые сорта;

2) изучить вопросы биологии цветения;

3) наконец провести работу по гибридизации, искусственному получению мутаций и т. д. В разрешении всех этих задач должен принимать участие цитогенетик, способствуя тем самым скорейшему разрешению и проведению их в жизнь.

Несмотря на то, что американцы уже около 20 лет культивируют гвайюлу, в американской литературе почти нет данных по цитологии этого каучуконоса, за исключением неполной и устаревшей работы Кирквуда (Kirkwood, 1916). С первых же шагов знакомства с гвайюлой в СССР появились работы Кахидзе (1930) и Кокиевой (1929/30) по цитологии гвайюлы. Но эти работы далеко не полные. Настоящая работа была вызвана тем, что предыдущие авторы, Кахидзе и Кокиева, провели свои исследования на неопределенных разновидностях *Parth. argentatum* Gr. и *Parth. incanum* Gr., а также и тем, что они не разрешили до конца многих существенных вопросов; при этом они имели дело с другим материалом.

Материал для настоящего исследования был собран в трех пунктах: на Маргушеванской опытной селекционной станции, в Мардакьянах и в Кара-Кале.

В основном работа была проведена в 1931-1932 гг., но в 1933 г. получен ряд дополнительных данных. Исследование разновидностей *Parth. argentatum* (развитие пыльцы и зародышевого мешка) произведено В. И. Диановой. Исследование *Parth. incanum* (развитие пыльцы и зародышевого мешка) произведено А. А. Сосновец. Дополнительные данные по развитию пыльцы у разновидностей *Parth. argentatum*, выделенных в последнее время Маргушеванской НИС, как практически ценных, вирулентность рылец и пыльцы *Parth. argentatum* (во времени) произвела Н. А. Стешина на Маргушеванской НИС.

Материал, собранный на Маргушеванской опытной селекционной станции, состоял из следующих разновидностей:

| | |
|---|---|
| 1. *Parth. arg.* v. *marioloides* | № 1345 |
| 2. *P. arg.* v. *longifolium* | № $\frac{1229}{5}$ |
| 3. *P. arg.* v. *angustifolium* | № 2181 |
| 4. *P. arg.* v. *brevifolium* | № $\frac{30}{8}$ |
| 5. *P. arg.* v. *gracile* | № $\frac{52}{43}$ |
| 6. *P. arg.* v. *compactum* | № 71—5 |
| 7. *P. arg.* v. *dissectum* | № 1739—1 |
| 8. *Parth arg.* v. *latifolium* | № 1754 |
| 9. *P. arg.* v. *latifoli-prostrat.* | № 57—37 |
| 10. *P. arg.* v. средняя между *deltoideum* и *brevifolium* | |
| 11. *P. arg.* v. *deltoideum* | № 115—1 |
| 12. *P. arg.* v. *trissectum* | № 63—3 |
| 13. *P. arg.* v. *angustifolium* | № 2073 |
| *Parthenium incanum* | № 569 и № 565 |

| Материал, собранный в Мардакьянах: | Материал, собранный в Кара-Кале и др. пунктах. |
|---|---|
| 1. *Parthenium argentatum* v. *marioloides* | 1. *Parth. arg.* v. *angustifolium* |
| 2. *P. arg.* v. *latifolium* | 2. *P. arg.* v. *marioloides* |
| 3. *P. arg.* v. *brevifolium* | 3. *P. arg.* v. близкая к *angustifolium* |
| 4. *P. arg.* v. *longifolium* | 4. *P. arg.* v. средняя между *angustif.* и *marioloides* |
| 5. *P. arg.* v. *angustifolium* | 5. *Parthenium incanum* |
| 6. *Parthenium incanum* | 6. *Parth. incanum* из Крыма |
| | 7. *Parth. incanum* из Ташкента |

Материал фиксировался жидкостью Carnoy.

Для изучения развития пыльцы материал резался на 7 μ, для изучения развития зародышевого мешка — на 12—18 μμ.

Покраска производилась железным гематоксилином по Гейденгайну и гематоксилином по Делафильду. Зарисовка производилась при помощи рисовального аппарата системы Аббе.

Кроме этого некоторые разновидности *Parth. argentatum* из Маргушевана, Мардакьян и Кара-Кала были исследованы при помощи уксусно-кислого кармина.

Маргушеван:

1) *Parthenium arg.* v. *trissectum* 69—5
2) 2067
3) 3—8—9—плохая зимостойкость
4) 52—48
5) 121—4 v. *deltoideum*
6) 49—10
7) 1342—1
8) 1205—3 промежуток между *deltoideum* и *brevifolium*
9) 133—2
10) 98—17
11) 110
12) 175—3
13) 164—15 зимостойкая
14) 3—5
15) 22—3
16) 1000
17) 1635 (богара)

Мардакьяны

| | |
|---|---|
| 1) *Parthenium arg. v. dissectum* | |
| 2) *P. arg.* v. *deltoideum* | № 398 |
| 3) *P. arg.* v. *gracile* | № 73 |
| 4) *P. arg.* v. *prostratum* | № 30 |
| 5) *P. arg.* v. *dentatum* | № 247 |

Кара-Кала

1) № 170
2) № 165
3) № 168
4) № 180
5) № 160
6) № 184
7) № 159
8) № 185
9) № 13
10) № 12
11) № 8
12) № 5
13) № 9
14) № 4
15) № 10

По внешним морфологическим признакам *Parth. argentatum* Grey и *Parth. incanum* Grey значительно отличаются друг от друга, имеется большое разнообразие форм в пределах этих видов, которое уже не укладывается в систему, предложенную Николаевым (1922). Несмотря на морфологическое различие этих разновидностей, с цитологической стороны различий почти не было обнаружено. Развитие пыльцы у различных разновидностей гвайюлы и мариолы частично протекает ненормально.

Археспорий, как у разновидностей *Parth. argentatum*, так и у *Parth. incanum* двурядный. Клетки археспория у *Parth. argentatum* только одноядерные. У мариолы наряду с одноядерными клетками археспория нередко встречаются двуядерные (рис. 24 a, b). При этом обычно второе ядро здесь дегенерирует на стадии спиремы или диакинеза, но иногда оба ядра доходят до стадии метафазы гетеротипического деления, и только после этой стадии одно из ядер дегенерирует. Аналогичные двурядные клетки археспория были описаны раньше; так например, их наблюдал Карпеченко (1927) при образовании тетраплоидных гамет у гибридов *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Поддубная-Арнольди (1932) у партеногенетических видов *Chondrilla* обнаружила двуядерные клетки археспория, в которых оба ядра претерпевают как гетеро- так и гомеотипическое деление, в результате обоих делений вместо тетрады возникают октады. По наблюдениям Гетца и Риса (1921), у некоторых видов *Lactuca* также были обнаружены двуядерные археспориальные клетки, но ядра их дегенерировали на стадии синапсиса и спиремы.

В тех случаях, когда у гвайюлы и мариолы мейозис при образовании пыльцы протекает нормально, мы имеем нормальные тетрады микроспор, но в случаях нарушения нормального хода мейозиса вместо тетрад у них возникают пентады, гексады, септады и т. д.

Ненормальности в мейозисе у различных разновидностей гвайюлы и мариолы отчетливо выступают уже на стадии диакинеза.

Стадия диакинеза характеризуется здесь тем, что все или часть хромосом не сходятся в пары, как при нормальном мейозисе, а остаются унивалентами. Отсутствие частичной или полной конъюгации хромосом часто наблюдается у гибридов и у видов, размножающихся партеногенетически. Карпеченко (1927) у гибридов *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. наблюдал, что 9 редечных и 9 капустных хромосом не конъюгируют друг с другом, и в диакинезе и в метафазе первого деления у гибридов насчитывается 18 хромосом. По исследованиям Рыбина (1927) у полиплоидных гибридов *Nicotiana tabacum* × *Nicotiana rustica* L. хромосомы часто не конъюгируют. У многих партеногенетических видов *Chondrilla*, например *Chondrilla acantholepis*, *Ch. juncea*, *Ch. brevirostris* и др. (Поддубная-Арнольди, 1931), хромосомы также слабо конъюгируют или вовсе не конъюгируют друг с другом, в результате чего gemini или совсем не образуются или их образуется меньшее число, чем следует ожидать.

В тех случаях, когда в диакинезе gemini не образуются, следующие за ними стадии протекают ненормально, благодаря чему образуются микроспоры с разными числами хромосом. По данным Кахидзе (1930), гаплоидное число хромосом у мариолы равно 18. Наши наблюдения не подтверждают этих данных. У мариолы нами было обнаружено гаплоидное число хромосом, равное 36 — 40 (рис. 25а).

Хромосомы в гетеротипическом делении как у гвайюлы, так и у мариолы имеют круглую форму в отличие от таковой в соматических клетках, где они тонкие и длинные. По данным Кахидзе (1930) и Кокиевой (1929), гаплоидное число хромосом у гвайюлы — 36. По нашим данным у различных разновидностей гвайюлы действительно наиболее часто встречается гаплоидное число хромосом — 36 (рис. 1, 3, 4). Но наряду с такими пластинками часто встречаются пластинки с числом хромосом больше 36, а именно: 38, 40, 42 (рис. 5) или меньшее: 32, 34 и т. д. (рис. 2). Точного подсчета числа хромосом в соматических клетках корешков произвести не удалось, так как хромосомы здесь чрезвычайно переплетаются друг с другом, лишены индивидуальности и число их очень большое (около 72 — 80).

На стадии метафазы и анафазы гетеротипического деления хромосомы у различных разновидностей гвайюлы и мариолы не всегда одновременно расходятся к полюсам (рис. 6, 7 и 25 b, 26 а). Нередко отдельные хромосомы настолько сильно запаздывают в своем движении к полюсам, что остаются в плазме после сформирования ядер. Оставшиеся хромосомы чаще всего лежат по нескольку на экваторе клетки (рис. 9, 26 b).

Хромосомы, оставшиеся вне ядра в первом делении, во втором делении не участвуют и лежат вне ядер (рис. 10, 11).

В метафазах гомеотипического деления у всех разновидностей гвайюлы и мариолы колебания в числах хромосом те же, что и в метафазах первого деления. Но наиболее часто встречаются пластинки с числом хромосом — 36. На более поздних стадиях в материнских клетках пыльцы наряду с выброшенными хромосомами встречаются нередко плазменные включения, которые легко спутать с выброшенными хромосомами, так как они очень похожи на них и одинаково с ними красятся. Образование плазменных включений начинается со стадии профазы гетеротипического деления. Такие плазменные включения характерны для всех разновидностей, но особенно часто встречаются у *Parth. argentatum* v. *deltoideum*, средняя между *deltoideum* и *brevifolium*, *latifolium*, *prostratum* и *Parthenium incanum*. Неправильное расхождение хромосом, а следовательно неравномерное распределение хроматинового вещества между двумя ядрами ведет к образованию добавочных ядер и ядер различной величины. В результате ненормальностей в гетеро- и гомеотипическом делениях у различных разновидностей гвайюлы и мариолы нередко образуются пентады, гексады и септады (рис. 12 и 27 b). Наряду с пентадами, гексадами и т. д. у *Parth. arg.* v. *angustifolium* № 2181-2 нередко образуется многоядерная (с 2, 4, 5 ядрами) пыльца (рис. 13, 14) вследствие отсутствия перешнуровывания протопласта между отдельными ядрами. Многоядерные клетки пыльцы у гвайюлы отличаются гигантскими размерами. У такой пыльцы нередко наблюдается увеличение числа пор до семи (рис. 18), в то время как у нормальной их бывает четыре (рис. 15). У *Parth. incanum* также встречается многоядерная пыльца (рис. 28), но многоядерность здесь не связана с увеличением клетки. Увеличение числа пор в многоядерной пыльце у *Parth. incanum* не обнаружено, обычно такая пыльца, как и нормальная, имеет четыре поры (рис. 29 а).

Нормальная готовая пыльца у различных разновидностей гвайюлы и мариолы имеет круглую форму и шиповатую экзину (рис. 15, 29 а). У некоторых разновидностей, как например у *longifolium*, *deltoideum* средняя между *deltoideum* и *brevifolium*, *trissectum*, наряду с пыльцой, имеющей шиповатую экзину, встречается пыльца с гладкой экзиной (рис. 17). В одной и той же корзинке можно наблюдать пыльники, целиком заполненные пыльцой с гладкой экзиной, и пыльники с шиповатой пыльцой. Бывают случаи, когда половина пыльника заполнена шиповатой, а другая половина гладкой пыльцой. За исключением перечисленных разновидностей у всех остальных, а также и мариолы обнаружена пыльца исключительно с шиповатой экзиной. Разновидностей с одной гладкой пыльцой не встречается. В нормальной пыльце вскоре после образования интины и экзины начинается деление первичного ядра пыльцы, и образуются две клетки: небольшая чечевицеобразная, генеративная клетка и большая вегетативная. Ядро вегетативной клетки скоро разрушается, ядро же генеративной клетки претерпевает еще одно деление.

После деления ядра генеративной клетки образуется два округлой формы спермия (рис. 29 а).

На более поздних стадиях развития мужского гаметофита ядра вытягиваются, и спермии принимают удлиненную форму (рис. 15, 29 b).

Какова участь многоядерной пыльцы у *Parthenium argentatum* v. *angustifolium* 2181-2?

В многоядерной пыльце часть ядер дегенерирует, а оставшиеся два ядра делятся, в результате чего получаются две генеративные, чечевицеобразной формы клетки, расположенные на противоположных сторонах, и два вегетативных ядра (рис. 19). После деления ядер в обеих или одной генеративных клетках образуется пыльца с четырьмя или тремя хорошо развитыми спермиями (рис. 20, 21). Наличие нескольких спермиев встречается не в каждой гигантской пыльце. Часто мы видим гигантскую пыльцу с двумя спермиями и одним вегетативным ядром. Это объясняется вероятно тем, что в многоядерной пыльце могут дегенерировать все ядра кроме одного. Оставшееся ядро делится и дает два спермия и одно вегетативное ядро. Нередко многоядерная пыльца имеет бисквитообразную форму, причем ядра в такой пыльце также могут иметь бисквитообразную форму и очень напоминают собой ядра, делящиеся амитотически (рис. 23). Спермиев в такой бисквитообразной пыльце не наблюдалось, по всей вероятности она в дальнейшем дегенерирует. Многоядерная пыльца обнаружена у ряда растений.

В. Поддубная-Арнольди (1933) обнаружила у *Chondrilla acantholepis*, *Ch. brevirostris*, *Ch. graminea*, *Ch. juncea* многоядерную пыльцу, в которой число ядер доходило до девяти. У этих видов *Chondrilla* вместо деления ядер наблюдается их слияние, в результате чего пыльца снова становится одноядерной, причем ядро является гигантским. Дальше такая пыльца у видов *Chondrilla* не развивается и дегенерирует. По наблюдениям Стешиной (1932), у *Scorzonera tau-saghyz* также встречается многоядерная (от 2 до 7 ядер) пыльца, причем она бывает гигантских размеров. Однако образование спермиев в многоядерной пыльце *S. tau-saghyz* не наблюдалось.

Упоминание о многих спермиях в пыльцевом зерне и в пыльцевой трубке встречается и в более ранних работах, так например, Шнейвинд-Тийс (Schneiwind-Thies, 1901) обнаружил у *Scilla sibirica* в пыльцевом зерне пять ядер. Страсбургер (Strasburger, 1884) у *Ornithogalum* описывает наличие четырех ядер в пыльцевой трубке. Суессенгут (Suessenguth, 1932) в пыльцевой трубке у *Spathiglottis* обнаружил от 3 до 5 ядер и в одном случае даже восемь ядер. У *Vincetoxicum nigrum* в пыльцевой трубке кроме одного вегетативного ядра наблюдалось наличие четырех спермиев. В пыльцевой трубке у *Crepis capillaris*, Герасимова (1933) наблюдала присутствие пяти спермиев. Некоторые авторы увеличение числа спермиев объясняют наличием не одного, а двух и более последовательных делений генеративного ядра. Федорчук (Fedortschuk, 1930) в пыльцевом зерне у *Cuscuta epithymum* наблюдала наличие трех спермиев, образование третьего спермия она объясняет делением одного из двух спермиев. Аналогичное деление спермиев описывает Умикер (Umiker, 1920) у *Helosis guianensis*. У этого растения, по мнению Умикера, увеличение числа спермиев объясняется делением обоих спермиев. Также деление обоих спермиев наблюдал Шнейвинд-Тийс (1921) у *Scilla sibirica*.

У *Parth. arg.* v. *angustifolium* 2181-2 возникновение в многоядерной пыльце нескольких спермиев объясняется совершенно иначе, чем во всех вышеописанных случаях, причем оно прослежено здесь с большой ясностью. Во всех случаях возникновение нескольких спермиев у данного вида, как это было выше описано, связано с делением не одного, а двух первичных ядер пыльцы и образованием в одном и том же пыльцевом зерне не одной, а двух генеративных клеток.

Наряду с нормальной, гигантской и многоядерной пыльцой у гвайюлы и мариолы встречается недоразвитая карликовая пыльца (рис. 16).

Нормальная пыльца имеет четыре пыльцевых поры и два хорошо развитых спермия, вполне способных к оплодотворению. Вся карликовая пыльца, которой иногда образуется большое количество, является бесплодной и отмирает, не претерпев ни одного деления (рис. 30). Большинство гигантских пыльцевых зерен с шестью, семью пыльцевыми порами и тремя или четырьмя хорошо развитыми спермиями не носит характер дегенерирующей пыльцы (рис. 20). Однако часть гигантской пыльцы оказывается нежизнеспособной вследствие дегенерации спермиев.

Нами были поставлены опыты с проращиванием пыльцы на следующих искусственных средах:

1) 1% агар-агар+сахароза (от 0,2 до 20 *г*);

2) 1% желатина+10 *г* сахарозы;

3) 2% агар-агар+2 *г* сахарозы+2 *г* глицерина на 100 *см*$^3$ воды; при этом создавались условия различной температуры и влажности, однако прорастания пыльцы нам не удалось получить.

Небольшой процент прорастания пыльцы нами получен лишь по способу Реннера (Renner). Вследствие неудачи опытов по проращиванию пыльцы на искусственной среде мы изучали прорастание последней на рыльцах при искусственном перекрестном опылении.

Микропыльца у *Parth. argentatum* и *Parth. incanum* по нашим данным является стерильной и не прорастает.

Гигантская пыльца прорастает довольно часто, вследствие чего не исключена возможность участия ее и в оплодотворении. Лучше всего прорастает нормальная пыльца. Жизнеспособность нормальной пыльцы у *Parth. argentatum* сохраняется довольно долго, не менее 30 дней. При выяснении жизнеспособности пыльцы гвайюлы пыльца хранилась в пробирках, закрытых корковой пробкой, в лаборатории на Маргушеванской станции, а затем проращивалась на рыльцах. Рыльца *Parth. argentatum* долго сохраняют свою жизнеспособность (до 5-6 дней), причем пыльца на них прорастает как при самоопылении, так и при перекрестном опылении, особенно же хорошо при последнем. Отсюда мы делаем предположение, что у *Parth. argentatum* преобладает склонность к перекрестному опылению.

У различных разновидностей гвайюлы и мариолы, наряду со стерильностью карликовой пыльцы нередко наблюдается дегенерация гигантской, а также и казалось бы нормальной по внешнему виду пыльцы, причем дегенерация последней происходит на всевозможных стадиях спермиогенеза и выражается в том, что содержимое пыльцевых зерен постепенно сжимается и разрушается, вследствие чего пыльца становится пустой внутри. Во многих случаях пыльца дегенерирует уже после образования спермиев (рис. 31). Наряду с дегенерацией отдельных пыльцевых зерен у разновидностей гвайюлы и мариолы нередко наблюдается и дегенерация целых пыльников или отдельных его участков (рис. 23). Частичная стерильность пыльцы обнаружена у всех исследованных разновидностей гвайюлы и мариолы, но процент стерильности пыльцы различен у каждой из них. Ниже приводимые таблицы показывают процент дегенерации пыльцы у различных разновидностей гвайюлы и мариолы из трех географических пунктов — Маргушеванской, Мардакьянской и Кара-Калинской опытных селекционных станций (табл. 1, 2, 3).

Из этих таблиц видно, что различные разновидности гвайюлы и мариолы более или менее резко отличаются друг от друга по проценту стерильности пыльцы. Одни формы являются более, другие менее фертильными. У одних и тех же разновидностей, взятых из различных географических пунктов, процент стерильности пыльцы несколько варирует, но все же в той или иной степени стерильность присутствует, независимо от географических условий. Стерильность пыльцы у гвайюлы и мариолы тесно связана с ненормальным тече-

ТАБЛИЦА 1

Подсчет процента дегенерации пыльцы у разных разновидностей *P. argentatum* из Маргушевана

| Разновидности | Процент нормальной | Процент дегенерирующей |
|---|---|---|
| *Parth. arg.* v. *marioloides* 1345 | 80 | 20 |
| „ „ „ *longifolium* 1229—5 | 66 | 34 |
| „ „ „ *angustifolium* 2181 | 61 | 39 |
| „ „ „ *gracile* 52—23 | 56 | 44 |
| „ „ „ *compactum* 71—5 | 54 | 46 |
| „ „ „ *dissectum* 1739 | 52 | 48 |
| „ „ „ *latifolium* 1754 | 50 | 50 |
| *P. arg.* v. средняя между *deltoid.* и *brevifolium* 1205—2 | 42 | 58 |
| *Parth. arg.* v. *deltoideum* 115—1 | 40 | 60 |
| „ „ v. *trissectum* 69—3 | 35 | 65 |
| „ „ v. *angustifolium* 2073 | 34 | 66 |
| *Parthenium incanum* | 45 | 55 |
| *Parth. arg.* v. *brevifolium* 30 | 63,86 | 36,14 |
| „ „ v. *angustifolium* 1720 | 80,75 | 19,25 |
| „ „ v. *latifolium* 4284 | 75,49 | 24,51 |
| „ „ v. *latifolium* 2280 | 74,05 | 25,95 |

### ТАБЛИЦА 2

Процент дегенерации пыльцы у разновидностей из Кара-Кала

| Разновидности | Процент нормальной | Процент дегенерирующей |
|---|---|---|
| *Parth. arg.* v. *marioloides* ....... | 70 | 30 |
| Промежут. между *angustifolium* и *marioloides* | 49 | 51 |
| *Parth. arg.* v. *angustifolium* ......... | 45 | 55 |
| *Parth. incanum* .... | 54 | 46 |
| *Parth. arg.* v. близкая к *angustifolium* ... | 46 | 54 |

### ТАБЛИЦА 3

Процент дегенерации пыльцы разновидностей из Мардакьян

| Разновидности | Процент нормальной | Процент дегенерирующей |
|---|---|---|
| *Parth. arg.* v. *angustifolium* ... | 66 | 34 |
| „ „ v. *brevifolium* ... | 34 | 66 |
| „ „ v. *longifolium* ... | 44,5 | 55,5 |
| *Parth. arg.* v. *latifolium* | 83,5 | 16,5 |
| „ „ *marioloides* | 84,5 | 15,5 |

нием мейозиса при ее образовании, но не исчерпывается им всецело, так как процент ненормальностей в мейозисе в некоторых случаях меньший, чем процент стерильности пыльцы, что видно из нижеприведенной таблицы 4.

### ТАБЛИЦА 4

| Район | Разновидности | Процент норм. делен. | Процент ненорм делен. | Процент норм. пыльцы | Процент ненорм. пыльцы |
|---|---|---|---|---|---|
| Маргушеван | *Parth. arg.* v. *angustifolium* 2073 | 57 | 43 | 34 | 66 |
| Кара-Кала | *Parth. arg.* v. *angustifolium* . | 90 | 10 | 45 | 55 |
| | *Parth. arg.* v. *marioloides* . . | 81 | 19 | 70 | 30 |

Очевидно, стерильность пыльцы у гвайюлы связана не только с нарушением нормального хода мейозиса, но и еще с какими-то другими, может быть физиологическими причинами. Калашников в своей работе (1931), основываясь на цитологических данных Кахидзе и на своих трехлетних наблюдениях над некоторыми номерами гвайюлы, приходит к выводу, что стерильность пыльцы у гвайюлы связана с определенными ботаническими формами *Parth. arg.* v. *longifolium* и v. *angustifolium*, а так как признак стерильности пыльцы является повидимому наследственным, то эти разновидности для селекционных работ в Кара-Калинском районе не представляют интереса. Мы с такими выводами согласиться не можем, во-первых, потому, что стерильность пыльцы обнаружена не только у *P. arg.* v. *angustifolium*, а у всех разновидностей гвайюлы и мариолы, во-вторых, наличие у растений даже 50% фертильной пыльцы является вполне достаточным для опыления, в-третьих, при помощи отбора можно выявить наиболее фертильные формы и закрепить их в потомстве, а также вызвать возникновение фертильных форм путем получения тетраплоидов и наконец получать их при помощи постановки соответствующих скрещиваний. Согласиться на полную браковку

*Parth. arg.* v. *angustifolium*—это значит уничтожить разновидности наиболее каучуконосные, на базе которых нам придется строить все наше плантационное хозяйство.

Кроме того необходимо учитывать влияние физиологических факторов, как то: недостаток или излишек питания, повышение или понижение температуры, влажности, которые могут влиять в сторону повышения или понижения фертильности пыльцы. Следовательно изменяя эти условия в сторону благоприятную, мы можем получить более фертильные формы.

Теперь остановимся на вопросе о причинах стерильности пыльцы у гвайюлы и мариолы. Стерильность пыльцы может быть вызвана либо гибридизацией, либо мутационным процессом, либо воздействием внешних условий, либо наличием особых генов. По вопросу о стерильности пыльцы существует в настоящее время большая литература, но мы остановимся здесь лишь на одной работе, так как она касается вопроса о причинах стерильности у другого нашего каучуконоса—тау-сагыз. Поддубной-Арнольди, Стешиной и Сосновец (1934), исследовавшими *S. tau-saghyz*, установлено, что стерильность здесь вызвана внешними условиями, в частности действием пониженной температуры.

Переходя к выяснению причин стерильности у разновидностей гвайюлы и мариолы, мы полагаем, что стерильность у этих видов, в отличие от таковой у *S. tau-saghyz*, вряд ли вызвана непосредственным воздействием внешних условий и скорее является следствием гибридизации или вызвана особыми генами.

В пользу такого предположения, по нашему мнению, говорят, следующие обстоятельства: во-первых, то, что стерильность у гвайюлы и мариолы наблюдается в течение ряда лет, независимо от метеорологических данных того или иного года. Впервые она была обнаружена в 1930 г. Кахидзе и Кокиевой, затем нами в 1931 г.

Во-вторых, то, что стерильность обнаружена у всех исследованных разновидностей гвайюлы и мариолы, независимо от принадлежности их к тому или иному географическому пункту. Так, стерильность обнаружена у разновидностей гвайюлы и мариолы, собранных в Ташкенте, Кара-Кале, Баку, Сухуме, Тифлисе, Крыму, Маргушеване и Ростове-на-Дону. Если условия произрастания гвайюлы и мариолы в Крыму, Ташкенте, Сухуме и Тифлисе довольно резко отличаются от таковых на родине гвайюлы в Мексике, то в основных районах разведения гвайюлы в СССР, в Айзербайджане (Баку, Маргушеван), и Туркмении (Кара-Кала) они довольно сходны. Поэтому нельзя в данном случае говорить о том, что в СССР гвайюла и мариола попали в неблагоприятные условия, что вызвало у них частичную стерильность пыльцы.

В-третьих, то, что стерильность обнаружена у одних и тех же разновидностей из различных географических пунктов, в различные сроки цветения; так например, у *Parth. arg.* v. *angustifolium*, *marioloides*, *longifolium* и *Parth. incanum* из Кара-Кала, Маргушевана, из Крыма в разные сроки цветения (май—сентябрь) обнаружено в меньшей или большей степени присутствие частично стерильной пыльцы.

В-четвертых, то, что по цито-эмбриологическим признакам гвайюла и мариола чрезвычайно сходны друг с другом, что может указывать на возможность гибридизации между этими видами.

Какова бы ни была причина стерильности пыльцы у разновидностей гвайюлы и мариолы, внешние условия могут влиять в сторону увеличения или наоборот уменьшения стерильности.

Переходя к женскому гаметофиту гвайюлы и мариолы, мы должны отметить, что развитие зародышевого мешка у этих видов, так же как и развитие пыльцы, протекает одинаково. Подробное описание женского гаметофита у гвайюлы дано в работе Кокиевой. Наши данные по развитию зародышевого мешка у гвайюлы сходны с данными, полученными Кокиевой, поэтому мы в своей работе не будем останавливаться на этом вопросе и коснемся лишь развития зародышевого мешка у мариолы, которое не было ею исследовано, и оплодотворения у *P. argentatum*, так как последнее слабо изучено Кокиевой.

Археспорий в семяпочке *Parth. incanum* одноклеточный.

Клетка археспория непосредственно превращается в материнскую клетку макроспор. В результате гетеро- и гомеотипического деления образуется четыре макроспоры (рис. 32), из которых нижняя дает восьмиядерный зародышевый мешок. Готовый зародышевый мешок мариолы, так же как и гвайюлы, нормальный, 8-ядерный. У *P. incanum*, так же как и *P. argentatum* (Кокиева, 1931), две, реже три, а иногда пять (рис. 34) антипод. В случае наличий двух антипод, верхняя из них имеет два ядра. Антиподы обычно располагаются в один ряд одна под другой, но иногда они располагаются иначе. Наличие четырех-пяти антипод объясняется делением первоначально двух или трех антипод. В двуядерных клетках антипод ядра нередко сливаются и принимают бисквитообразную форму. Клетки антипод у мариолы, так же как и у гвайюлы, долго сохраняются. Нередко их можно обнаружить на стадиях многоклеточного зародыша и эндосперма. Оплодотворение у *Parth. incanum* не исследовалось.

Для выяснения вопроса о том, когда и как происходит оплодотворение и развитие зародыша у гвайюлы, нами в 1931 г. на Маргушеванской опытной селекционной станции был собран материал, но к сожалению этот материал оказался неполным, что затрудняет окончательные выводы.

Материал по оплодотворению у *P. argentatum* фиксировался в течение нескольких часов после опыления, пробы брались через каждый час в течение суток. Первая проба была взята через час после опыления. Исследуя первую пробу, взятую в 12 часов дня, мы обнаружили два спермия около яйцеклетки. Отсюда можно сделать предположение, что у гвайюлы зародыш и эндосперм развиваются после нормального двойного оплодотворения.

Итак мы полагаем, что у гвайюлы и мариолы происходит оплодотворение яйцеклетки и нормальное половое размножение, и что следовательно предположение о наличии у *P. argentatum* бесполого размножения (см. работу Кокиевой, 1932) не соответствует истине.

В материале по оплодотворению у *P. argentatum*, фиксированном в 1 час дня, присутствие спермиев в зародышевом мешке уже не обнаружено. На всех картинах видны оплодотворенные ядра яйцеклетки и эндосперма. В материале, фиксированном в два и три часа, также обнаружено покоящееся оплодотворенное яйцо яйцеклетки и вторичное ядро зародышевого мешка. Очевидно стадия покоя оплодотворенных ядер продолжается не менее трех часов. В материале, собранном в 4 часа, уже имеется двух-, четырех- и многоклеточный зародыш с эндоспермом.

После оплодотворения вторичное ядро зародышевого мешка у гвайюлы и мариолы делится обычно раньше ядра яйцеклетки, но иногда позже (рис. 33). Иногда образование эндосперма очень запаздывает и даже отсутствует, в таких случаях наряду с многоклеточным зародышем, в зародышевом мешке лежит неразделившееся первичное ядро эндосперма (рис. 35).

Обычно после первого же деления вторичного ядра зародышевого мешка между двумя только-что образовавшимися ядрами эндосперма возникает клеточная перегородка (рис. 33). Следовательно тип образования эндосперма у *P. incanum*, так же как и у *P. argentatum*, целлюлярный. Развитие зародыша у гвайюлы и мариолы протекает так же, как у всех высших растений, поэтому на развитии его мы не будем останавливатся.

Изучая процесс развития зародышевого мешка, мы обнаружили, что здесь, так же как и при развитии пыльцы, наблюдается дегенерация. Часто наблюдается дегенерация отдельных элементов зародышевого мешка: то вторичного ядра, то антипод, то яйцевого аппарата. Нередки случаи и одновременной дегенерации всех элементов зародышевого мешка (рис. 36). Его содержимое съеживается, ядра интенсивно красятся и принимают неправильную форму. Подобная стерильность зародышевых мешков описана в ряде работ с гибридами. Так, в работе Швеммле (Schwemmle, 1924) у гибрида *Epilobium roseum* × *E. parviflorum* наблюдается дегенерация на всех стадиях развития, начиная с материнской клетки зародышевого мешка и кончая готовым зародышевым мешком.

Полученные нами цито-эмбриологические данные были подтверждены данными по кастрации. Для выяснения вопроса о наличии полного или частичного партеногенеза у *Parth. argentatum* нами было применено два способа кастрации (табл. 5).

1) Пинцетом удалялись срединные тычиночные цветки. Кастрированные корзинки заключались в изолятор.

Опыту подвергнуто 50 корзинок *P. arg.* v. *latifolium* № 4284, 50 корзинок v. *angustifolium* № 1720 и 50 корзинок v. *brevifolium* № 30.

ТАБЛИЦА 5

Опыт на партеногенез у *P. argentatum* Gray

| № семей | Кастрировано | | Всего завязалось | | Из завязавшихся | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | выполненных | | пустых | |
| | корзин | цветов | семян | процент | семян | процент | семян | процент |
| 4284 (рыльца удалены) | 50 | 250 | 198 | 79,2 | — | — | 198 | 100 |
| 4284 (кастрированные тычинки удалены) | 50 | 250 | 204 | 81,6 | — | — | 204 | 100 |
| 1720 (удалены рыльца) | 50 | 250 | 86 | 34,4 | — | — | 86 | 100 |
| 1720 (удалены тычинки) | 50 | 250 | 190 | 76 | — | — | 190 | 100 |
| 30 (удалены рыльца) | 50 | 250 | 198 | 79,2 | — | — | 198 | 100 |
| 30 (удалены тычинки) | 50 | 250 | 148 | 59,2 | — | — | 148 | 100 |

2. Корзинки заключались в изолятор, после того как у женских цветков рыльца осторожно удалялись при помощи бритвочки „Жилет“. В опыте участвовало по 50 корзинок v. *angustifolium*, *latifolium* и *brevifolium*. В результате кастрации у гвайюлы выполненных семян не образовалось, что видно из прилагаемой таблички. Таким образом наши наблюдения не дают нам возможности делать вывод хотя бы о присутствии частичного партеногенеза у гвайюлы и мариолы.

## Выводы

1. У всех разновидностей гвайюлы гаплоидное число хромосом, наиболее часто встречающееся, равно 36, но встречаются пластинки с 32, 34, 38, 40 и 42 хромосомами. У мариолы гаплоидное число хромосом колеблется от 36 до 40.

2. Мейозис при образовании пыльцы у всех разновидностей гвайюлы и мариолы из различных географических пунктов протекает одинаково, притом частично ненормально. Вследствие этого образуются пентады, гексады и септады, дающие в результате бесплодные карликовые пыльцевые зерна, которые постепенно дегенерируют.

Наряду с дегенерацией отдельных пыльцевых зерен у гвайюлы и мариолы нередко наблюдается и дегенерация целых пыльников или отдельных его участков.

Помимо образования пентад, гексад и т. д. у гвайюлы и мариолы образуется также и многоядерная пыльца. Число ядер в такой пыльце колеблется от 2 до 5.

Многоядерная пыльца у гвайюлы нередко бывает гигантских размеров. Часть такой пыльцы дегенерирует, другая же часть остается жизнеспособной, причем она может иметь несколько спермиев — от 3 до 4. Все они хорошо развиты и ничем не отличаются от нормальных спермиев, которые встречаются в нормальной пыльце. В большинстве случаев гигантская пыльца с четырьмя спермиями не носит характера дегенерирующей.

Образование нескольких спермиев в пыльцевом зерне связано с отсутствием перешнуровывания протопласта на отдельные микроспоры. В такой пыльце делится не одно, а два ядра, в результате чего получаются две генеративные клетки и два вегетативных ядра. После деления ядер генеративных клеток образуется 4 хорошо развитых спермия.

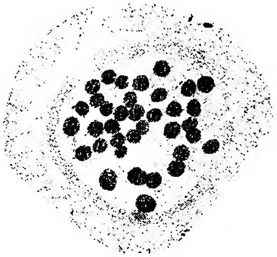
Гигантская пыльца нередко имеет число пор, доходящее до семи. Наличие такого числа пор объясняется повидимому отсутствием перешнуровки материнской клетки пыльцы. Гигантская пыльца прорастает на рыльцах довольно часто и очевидно может участвовать в оплодотворении. У некоторых разновидностей гвайюлы, например у *Parth. arg.* v. *deltoideum*, средняя между *deltoideum* v. *brevifolium* встречается пыльца с гладкой экзиной, в то время как нормальная пыльца гвайюлы и мариолы имеет шиповатую экзину.

3. Материнская клетка зародышего мешка у гвайюлы и мариолы образует четыре макроспоры, из которых самая нижняя дает нормальный восьмиядерный зародышевой мешок. Антипод обычно бывает две или три, у мариолы число их иногда увеличивается до пяти.

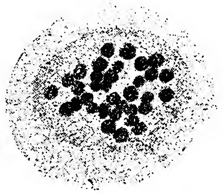
4. Наряду с нормальными зародышевыми мешками у *Parth. incanum* наблюдается частичная дегенерация зародышевых мешков. Опыты на партеногенез при применении 2 способов кастрации (удаление рылец и удаление тычинок) показали, что у *Parth. argentatum* v. *brevifolium* 30, v. *latifolium* 4284, 2280 и *angustifolium* 1720 отсутствует не только полный, но и частичный партеногенез, так как после кастрации выполненных семян не образуется.

5. Оплодотворение у гвайюлы происходит через час после опыления. Из оплодотворенной яйцеклетки через 4 часа после опыления начинает развиваться зародыш.

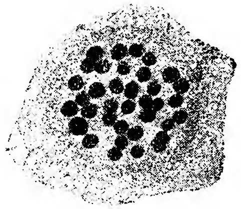
6. Образование эндосперма у *Parth. incanum* иногда сильно запаздывает и происходит уже после того, как имеется налицо многоклеточный зародыш. Тип образования эндосперма как у гвайюлы, так и у мариолы — целлюлярный.



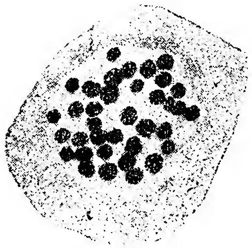
1



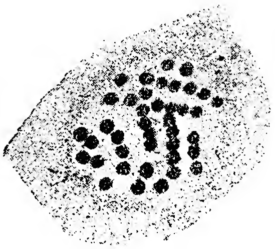
2



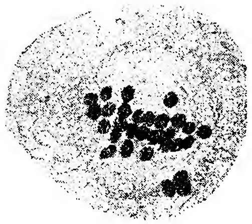
3



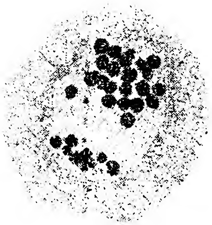
4



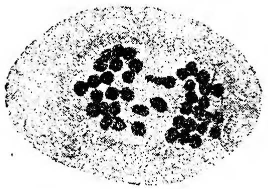
5



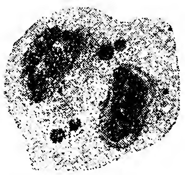
6



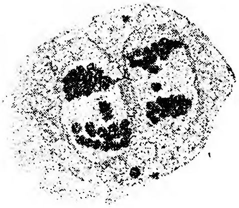
7



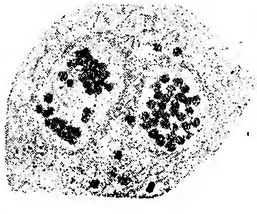
8



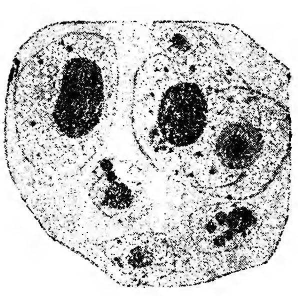
9



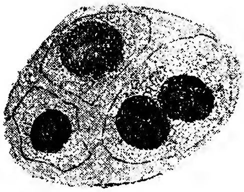
10



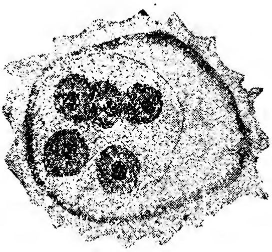
11



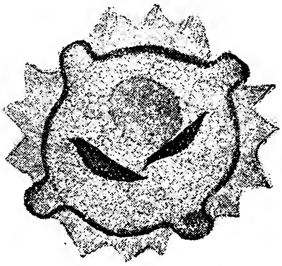
12



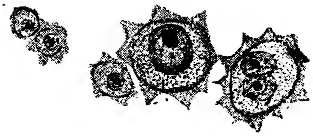
13



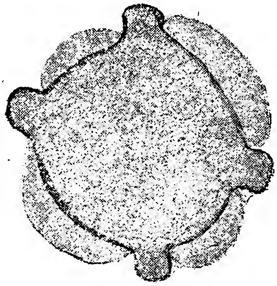
14



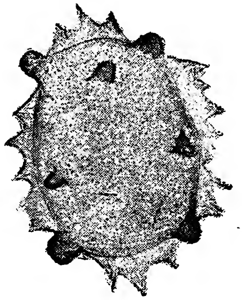
15



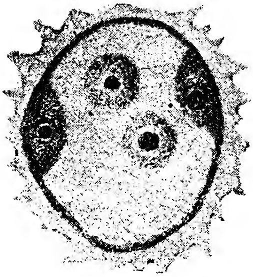
16



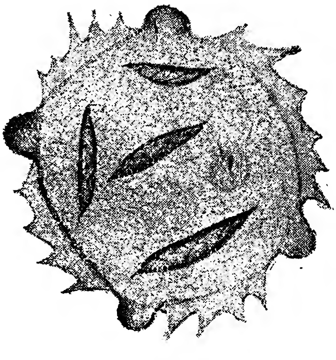
17



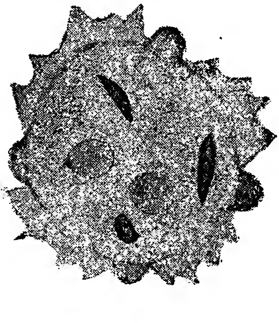
18



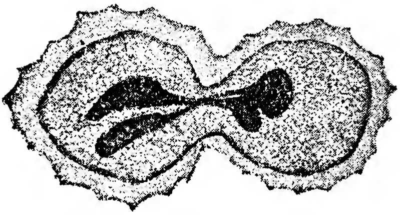
19



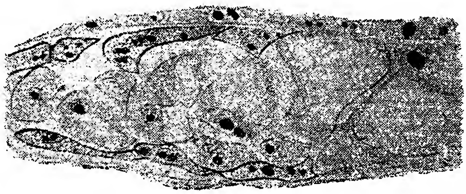
20



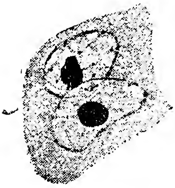
21



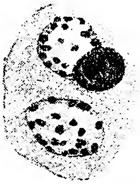
22



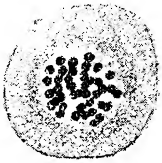
23



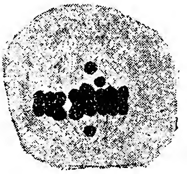
24 a



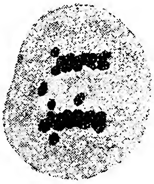
24 в



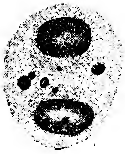
25 a



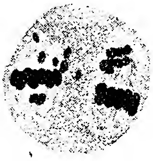
25 в



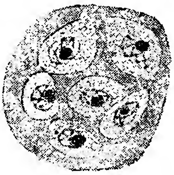
26 a



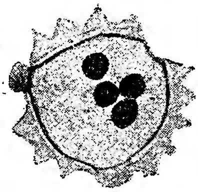
26 в



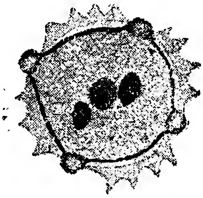
27 a



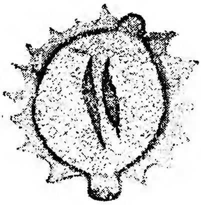
27 б



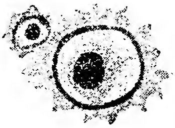
28



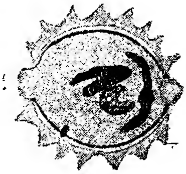
29 c



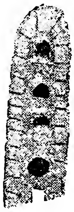
29 в



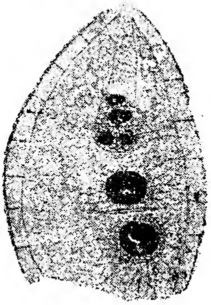
30



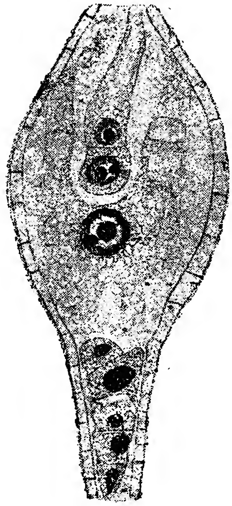
31



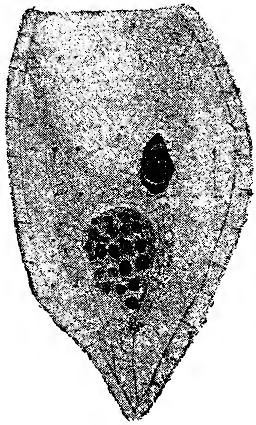
32



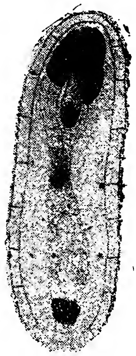
33



34



35



36

7. У всех исследовавшихся разновидностей гвайюлы и мариолы наряду с нормальной пыльцой был обнаружен больший или меньший процент стерильной пыльцы. Нормальная пыльца гвайюлы довольно долго сохраняет свою жизнеспособность. При хранении в пробирках, закрытых корковой пробкой, в лаборатории, пыльца гвайюлы сохраняет свою жизнеспособность не менее 30 дней.

Частичная стерильность пыльцы обусловлена главным образом тем, что мейозис протекает ненормально. Эти ненормальности не стоят здесь по всей вероятности в непосредственной связи с влиянием внешних условий. В пользу этого говорят такие данные:

а) стерильность пыльцы у гвайюлы и мариолы — явление не случайное и наблюдалось в течение ряда лет, независимо от метеорологических данных того или иного года;

б) частичная стерильность пыльцы в большей или меньшей степени встречается у всех исследованных разновидностей гвайюлы и мариолы, собранных в различных географических пунктах;

в) стерильность обнаружена у различных разновидностей, из различных географических пунктов, в разные сроки цветения (май—сентябрь); у некоторых разновидностей стерильность прослежена на протяжении нескольких лет (1931—1933);

г) цито-эмбриологические признаки гвайюлы и мариолы чрезвычайно сходны, что указывает на возможность гибридизации этих видов между собой. Характер стерильности пыльцы у гвайюлы и мариолы сходен с таковыми, описанными в настоящее время у многих гибридов. На основании наших данных мы больше склоняемся к тому, что стерильность пыльцы у разновидностей гвайюлы либо гибридного происхождения, либо вызвана особыми генами.

ВНИИК и Г.

Москва 1933.

## Объяснение рисунков

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | Пластинка хромосом у *Parthenium argentatum* v. *marioloides* в гетеротипич. делении при образовании пыльцы | около | × 2000 |
| 2. | „ „ у *P. arg.* v. *angustifolium* № 2273 | „ | × 3000 |
| 3. | „ „ „ „ var. *gracile* № 52—43 | „ | × 3000 |
| 4. | „ „ „ „ „ *compactum* № 71—5 | „ | × 3000 |
| 5. | „ „ „ „ „ *longifolium* № 1229—5 | „ | × 3000 |
| 6. | Метафаза гетеротипического деления у *P. argentatum* с выброшенными хромосомами | „ | × 3000 |
| 7. | Ненормальная анафаза гетеротипического деления при образовании пыльцы у *P. argentatum* | „ | × 3000 |
| 8. | То же | „ | × 3000 |
| 9. | Ненормальная телофаза гетеротипического деления при образовании пыльцы у *P. argentatum* | „ | × 3000 |
| 10. | Ненормальное гомеотипическое деление при образовании пыльцы у *P. argentatum* | „ | × 3000 |
| 11. | То же | „ | × 3000 |
| 12. | Септады микроспор у *P. argentatum* | „ | × 3000 |
| 13. | Перешнуровка протопласта на три части, в одной части заключены два ядра | „ | × 2000 |
| 14. | Образование у *P. argentatum* пятиядерной пыльцы | „ | × 2000 |
| 15. | Зрелая нормальная пыльца с двумя зрелыми спермиями у *P. argentatum* | „ | × 3000 |
| 16. | Нормальная, двуядерная и карликовая пыльца у *P. argentatum* | „ | × 1000 |
| 17. | Пыльца с гладкой экзиной у *P. argentatum* var. *angustifolium* № 2181—2 | „ | × 3000 |
| 18. | Гигантская пыльца у *P. argentatum* v. *angustifolium* № 2181—2 | „ | × 2000 |
| 19. | Гигантская пыльца с двумя генеративными клетками и двумя вегетативными ядрами | „ | × 2000 |
| 20. | Гигантская пыльца с 4 спермиями и 2 вегетативными ядрами | „ | × 3000 |
| 21. | Гигантская пыльца с 3 спермиями и 2 вегетативными ядрами | „ | × 2000 |
| 22. | Бисквитообразная пыльца с бисквитообразными ядрами | „ | × 2000 |

23. Участок пыльника *P. argentatum* v. *marioloides* с дегенерирующей пыльцой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » × 400
24. a) Двуядерная материнская клетка пыльцы у *P. incanum* . . . . . » ×3000
    b) » » » » » » » . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
25. a) и b) Метафаза гетеротипического деления в материнской клетке пыльцы *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
26. a) Ненормальная анафаза гетеротипического деления в материнской клетке пыльцы . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
    b) Ненормальная телефаза . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
27. a) Метафаза гомеотипического деления в материнской клетке пыльцы *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
    b) Гексады у *P. incanum*
28. Четырехядерная пыльца у *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
29. Спермиогенез у *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
    a) Молодые округлой формы спермии. » ×3000
    b) Зрелые удлиненные спермии. » ×3000
30. Дегенерация пыльцы на одноядерной стадии . . . . . . . . . . . » ×3000
31. Дегенерация пыльцы на стадии образования удлиненных спермиев у *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
32. Тетрада макроспор у *P. incanum* . . . . . . . . . . . . . . . » ×3000
33. Образование эндосперма в зародышевом мешке *P. incanum*
34. Двуклеточный зародыш, неразделившееся ядро эндосперма, и 5 клеток антипод в зародышевом мешке *P. incanum.*
35. Многоклеточный зародыш и неразделившееся ядро эндосперма в зародышевом мешке *P. incanum* (рисунок повернуть на 180°).
36. Дегенерация зародышевого мешка у *P. incanum*

---

Примечание. Таблицы рисунков, приложенные к работе, являются воспроизведением фотографий, изготовленных из штриховых рисунков с уменьшением, от рис. 1 до 23, приблизительно вдвое, от рис. 24 до 36—втрое.

---

## Литература

1. Afzelius. Embryologische und zytologische Untersuchungen in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani. Bd. 8 №7. 1924. — 2. Belling. The origin of chromosomal Mutations in *Uvularia*. Journ. of Genetics. 15. 1925. — 3. Babcock and Clausen (1929). Meiosis in two species and Hybrids of *Crepis* and Bearing en Taxonomic Relationship. Univers. of California. Public. in Agricult. Science. Vol 2, № 15. 1929. - 4. Dahlgren. Zur Embryologie der Kompositen mit besondern Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. für Bot. 12. 1920. — 5. Dahlgren. Studien über die Endospermbildung der Compositen. Sv. Bot. Tidskrif. Bd. 18. 1924. — 6. Finn W. W. Spermozelen *Vinca minor* und *V. herbacea*. Ber. d. Deut. Bot. Ges. 46: 4. 1928. — 7. Fedortschuk. Embryologische Untersuchungen von *Cuscuta monogyna* Vahl. und *Cuscuta epithymum* L. Planta. Archiv. für wissensch. Bot. 14. B. 1, H. 1931. 7a.—Gerassimova H. Fertilization in *Crepis capillaris*. La Cellule. 1933 —8. Jörgensen. Cytological and experimental studies in the genus *Lamium*. Hereditas 1927. — 9. Калашников. Материалы к методике селекции гуаюлы. Труды по прикл. бот., сел. и генет. Т. XXVII. 1931.—10. Кахидзе. Цитологическое исследование представителей рода *Parthenium*. Бюллетень отдела каучуконосов. 1930. —11. Кокиева Е. История развития мужского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. и *P. hysterophorus* L. Изв. Ассоц. н.-исслед. инст. при физ.-мат. ф-те 1 МГУ. Т. II, № 2. 1929. — 12. Кокиева Е. История развития женского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. Journ. Bot. de l' URSS. Т. 17. № 1. 1932. — 13. Карпеченко. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Труды по прикл. бот., селекц. и ген. Т. 17. 1927. — 14. Kihara. Ueber cytologische Studien bei einige Getreidearten. Bot. Mag. of Tokyo 35. 1921.—14a. Kirkwood. The Life History of *Parthenium*. The amer. Rev. of Trop. Agricult. 1. 1916.— 15. Левитский. Материальные основы наследственности. Гос. Изд. Украины. 1924. — 16 Левитский. Цитологический метод в генетике и селекции. Изв. гос. ин-та опыт. агрон. № 5. 1926. — 16a. Левитский. Цитологический метод в селекции. Изд. Всесоюзн. инст. растениев. НКЗ СССР. № 5—6. 1933. Ленинград. — 17. Левитский. Успехи генетической цитологии и ее применение к культурным растениям. Достижения и перспективы в области прикладной генетики и селекции, 1929. — 18. Meyer K. Ueber die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 43. 1925. — 19. Maffet A. A. Studies on the formation of multinuclear Geont pollen grains in *Kniphofia*. Journal of Genetics. V. 25. London. 1932.- 20. Навашин М. Об изменении числа и морфологических признаков хромосом у межвидовых гибридов. Труды прикл. бот., генетики и селекции. 1927. — 21. Николаева. Цитологический метод в селекции и генетике. Научн. известия IV, 183—188. 1922. — 22. Palm. Ueber

Embryosackentwicklung einiger Compositen. Sv. Bot. Tidskr. 8. 1914.—23. Poddubnaja-Arnoldi W. Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen. Beih. zum Botan. Centralblatt. Bd. 48. Abt. 11. 1931.—24. Поддубная-Арнольди. Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных растений. Изв. Ассоц. НИИ при 1 МГУ. 1929. — 25. Poddubnaja-Arnoldi. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einige *Chondrill*-arten. Planta. Bd. 19, H. 1. 1933. — 26. Поддубная, Стешина и Сосновец. Материалы к биологии цветения *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse. Бот. журн. СССР. Т. 19, №4. 1934. — 27. Писарев. Селекция и приемы культуры гуаюлы. Труды по прикл. бот., селекции и генет. Т. XXIV. 1930. — 28. Прозина. Сравнительно- цитологическое исследование подсолнечника. Соматическое деление у *Helianthus annuus*. Журн. русск. бот. о-ва. 1924. — 29. Renner O. Artbastarde der Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft. 1929. — 30. Рыбин. Полиплоидные гибриды *Nicotiana tabacum* × *N. rustica*. Тр. по прикл. богап., генет. и селекции. 1927. — 31. Рыбин. О числе хромосом при соматическом и редукционном делении у культурной яблони в связи с вопросом о стерильности пыльцы. Труды по прикл. ботан., генет. и селекц. 1927. — 32. Рябов И. Н. Урожайность плодовых деревьев в связи с опылением. Сельхозгиз. 1932. — 33. Sakamura und Stow. Ueber die experimental veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkönnern Japon. Journal of Botany vol. III. 1926. — 34. Sakamura. Experimentale Studien über die Zelle und Kernteilung. Journ. of. Sc. Univ. Tokyo. 1920. — 35. Stow. Cytological Study the Pollen Sterility in *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. Cellule XXII. 1926. — 36. Suessenguth. Ueber die Pseudogamie bei *Zygopetaleum Makayi* Hook. Ber. d. Deut. Bot. Gesel. 41. 1923. — 37. Сапегин А. А. Цитологическое исследование пшениц мягкого ряда. 1928. — 38. Schneiwind-Thies. Die Reduktion der Chromosomen-zahl und die ihr folgenden Kernteilungen in der Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena. 1921. — 39. Schnarf. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 1929. — 40. Winkler. Ueber die experimentale Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromozomen Zahlen. Zeitschr. für Bot. B. VIII. 1926. — 41. Umiker O. Entwicklung-sgeschich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guianensis*. Diss. Zürich. 1920.

---

## V. I. DIANOVA, A. A. SOSNOVETZ UND N. A. STESCHINA

# Vergleichende zytoembryologische Untersuchung der Varietäten von Parthenium argentatum Gray und Parthenium incanum Gray

### Zusammenfassung

1. Alle Varietäten der Art *Parthenium argentatum* Gray haben am häufigsten 36 haploide Chromosomen, doch sind auch Gameten mit 32, 34, 38, 40, 42 Chromosomen zu finden. Bei *Parthenium incanum* schwankt die haploide Chromosomenzahl von 36 bis 40. Die von uns angeführte Chromosomenzahl von *P. incanum* steht, wie ersichtlich, mit der von Kachidze für diese Pflanze angegebenen Chromosomenzahl 18 in Widerspruch.

2. Die Reduktionsteilung verläuft bei allen, aus verschiedenen geographischen Punkten stammenden Varietäten von *P. argentatum* und *P. incanum* ganz gleich anormal. Infolgedessen werden Pentaden, Hexaden, Septaden gebildet, woraus sich sterile Zwergpollenkörner ergeben, welche allmählich degenerieren.

Hand in hand mit der Degeneration einzelner Pollenkörner ist bei *P. argentatum* und *P. incanum* nicht selten auch die Degeneration der Pollensäcke oder deren Teile zu beobachten.

Ausser Pentaden, Hexaden u. s. w. wird bei *P. argentatum* und *P. incanum* mit dem normalen einkernigen auch der mehrkernige Pollen gebildet. Die Zahl der Kerne schwankt in solchem Pollen von 2 bis 5.

Der mehrkernige Pollen ist bei *P. argentatum* riesig gross. Ein Teil dieses Pollens degeneriert, der andere bleibt aber lebensfähig und hat oft 3 bis 4 Spermien. Alle Spermien sind gut entwickelt und unterscheiden

sich gar nicht von den normalen, welche in dem normalen Pollenkorn anzutreffen sind. Der riesige Pollen mit 4 Spermien sieht gar nicht degenerierend aus.

Die Ausbildung mehrerer Spermien im Pollenkorne ist auf seine Mehrkernigkeit zurückzuführen.

Im mehrkernigen Pollen degeneriert ein Teil der Kerne, die zwei zürückgebliebenen Kerne erfahren aber eine Teilung, woraus zwei generative Zellen und zwei generative Kerne entstehen. Nach der zweiten Kernteilung der generativen Zellen werden 4 gut entwickelte Spermien gebildet. Der riesige Pollen hat oft bis 7 Poren. Diese Zahl der Poren scheint durch das Fehlen der Durchschnürung des Protoplasten der Pollenmutterzelle erklärlich zu sein. Der riesige Pollen keimt auf den Narben recht oft und kann, wie es scheint, an der Befruchtung beteiligt sein. Bei manchen Varietäten von *P. argentatum*, z. b. bei *P. argentatum* v. *deltoideum*, einer Mittelform zwischen *deltoideum* und *brevifolium*, ist ein Pollen mit einer glatten Exine anzutreffen, während der normale Pollen von *P. argentatum* und *incanum* eine stachelige Exine hat.

3. Die Embryosackmutterzelle bildet bei *P. argentatum* und *P. incanum* vier Macrosporen, von welchen die unterste sich zu einem normalen achtkernigen Embryosack entwickelt. Der Eiapparat besteht aus zwei Synergiden und einer Eizelle. Es sind gewöhnlich zwei oder drei Antipoden, bei *P. incanum* zuweilen auch 5 zu beobachten. Fürgewöhnlich verschmelzen zwei Polarkerne um einen sekundären Embryosackkern zu bilden; bisweilen verschmelzen aber drei Kerne.

4. Parallel mit den normalen Embryosäcken ist bei *P. incanum* auch eine teilweise Degeneration der Embryosäcke zu beobachten.

Die auf zwei Weisen angewandten Kastrationsversuche (die Entfernung der Narben und die Entfernung der Staubfäden) haben gezeigt, dass bei *P. argentatum* v. *brevifolium* 30, 4284, 2280 und *angustifolium* 1720 nicht nur eine vollständige, sondern auch eine teilweise Parthenogenesis fehlt, da nach der Kastration keine Samen angelegt worden waren.

5. Die Befruchtung findet bei *P. argentatum* eine Stunde nach der Bestäubung statt. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich 4 Stunden nach der Bestäubung ein Embryo, welcher zunächst einen einzelligen, später aber einen mehrzelligen Suspensor hat.

6. Das Endosperm wird bei *P. incanum* nicht selten erst nach der Ausbildung eines mehrzelligen Embryo gebildet.

Der Endospermbildungstypus ist bei *P. argentatum* und *P. incanum* ein zellularer.

7. Bei allen untersuchten Varietäten von *P. argentatum* und *P. incanum* wurde mit dem normalen Pollen auch ein mehr oder weniger hoher Prozentsatz sterilen Pollens entdeckt.

Der normale Pollen von *P. argentatum* bleibt längere Zeit lebensfähig. In mit Kork geschlossenen Glasröhren blieb der Pollen von *P. argentatum* im Laboratorium etwa 30 Tage lebensfähig.

Die teilweise Pollensterilität ist hauptsächlich von dem anormalen Verlauf des Reduktionsvorgangs abhängig. Diese Anomalien scheinen hier in keiner unmittelbaren Verbindung mit der Einwirkung der Aussenbedingungen zu stehen. Dafür sprechen folgende Beobachtungen:

a) Die Pollensterilität von *P. argentatum* und *P. incanum* haben wir im Laufe einer Reihe von Jahren, unabhängig von den meteorologischen Daten, beobachten können.

b) Die teilweise Sterilität des Pollens ist bei allen untersuchten, aus verschiedenen geographischen Punkten stammenden Varietäten von *P. argentatum* und *P. incanum* entdeckt worden.

c) Die Sterilität ist bei verschiedenen Varietäten aus verschiedenen geographischen Punkten, zu verschiedenen Blütezeiten (Mai—September) festgestellt worden.

Bei manchen Formen ist die Sterilität im Laufe mehrerer Jahren nachgewiesen (1931—1933).

d) Die zytoembryologischen Merkmale von *P. argentatum* und *P. incanum* sind äusserst ähnlich, was auf die Möglichkeit der Hybridisation dieser Arten untereinander hinweist. Der Charakter der Pollensterilität bei *P. argentatum* und *P. incanum* ähnelt demselben bei vielen zur Zeit beschriebenen Hybriden. Auf Grund dieser Angaben sind wir geneigt die Sterilität des Pollens bei den Varietäten von *P. argentatum* und *P. incanum* als solche hybrider Herkunft oder als durch besondere Gene mitbedingt anzusehen.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 5
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 5

О. Н. РАДКЕВИЧ

# Материалы по микрографии тау-сагыза. I.

Из работ Казахстанского филиала Всесоюзного научно-исследовательского института каучука и гуттаперчи

С 9 рисунками

(Получено 5/I 1934)

## Принципы развития тау-сагыза

Беглый взгляд, брошенный на поперечное сечение многолетнего корня или каудекса *Scorzonera tau-saghyz* (рис. 1), сразу констатирует картину, весьма несходную с „нормальным“ строением растений, так как отклонение тау-сагыза от доминирующих среди высшей растительности типов заметно макроскопически: внимание наблюдателя приковывает своеобразное расположение млечников, которые своим серым цветом резко выделяются на распиле сухого растения на общем бледножелтом фоне. Полосы млечной системы, похожие по своему внешнему виду на елочки кристаллов льда на стекле, расположены асимметрично в причудливом сочетании разных направлений: по радиусу (чаще всего), по тангенсу и по кругу.

Микроскопический срез через корень или гипокотиль дикорастущего растения подтверждает и углубляет первое впечатление арадиальности, асимметричности растения: разобраться в путанице из древесины и млечников, о которой прилагаемая упрощенная схема (рис. 2) дает некоторое слабое представление, можно только при очень слабых увеличениях, при сильном же увеличении анатомическое строение тау-сагыза кажется хаотическим.

Принцип радиальной симметрии, управлявший развитием растения в молодом возрасте, у старого растения замаскирован. Полосы древесины, разделенные радиальными лучами из смятых, почти облитерированных неодеревянелых клеток, сдвинуты со своего радиального направления и стелются наискось в виде извилистых лент; уровень камбиального слоя местами опускается рядом ступенек в глубь древесины и затем поднимается вновь, образуя ступенчатую борозду, так что правильного камбиального кольца мы не видим (что отмечено Раевской, 1932). Извилистые ленты млечников составляют прямое продолжение древесины: вместе с ней они опускаются ступеньками, извиваясь навстречу друг другу, так что часть млечных полос уходит в виде ветвящихся жилок в глубь древесины. Наружная часть млечников, загибаясь дугой, переходит в тангентальное направление и опоясывает периферию корня; именно в этой части млечной системы чаще всего образуются лакуны (Баранова, 1934), заполненные латексом; но и центр корня заполнен такими же млечными полосами, занимающими почти тангентальное положение; здесь они сжаты еще сильнее, так что среди их змеевидных извилин почти скрыта центральная часть древесины корня, очень часто сдвинутая из своего центрального положения.

Перед нами характер структуры, который должен быть занесен в рубрику, называемую большинством авторов, согласно старым литературным традициям, „аномальной структурой“, см. хотя бы **Пфейффер** „Das abnorme Dickenwachstum“ 1926 г.

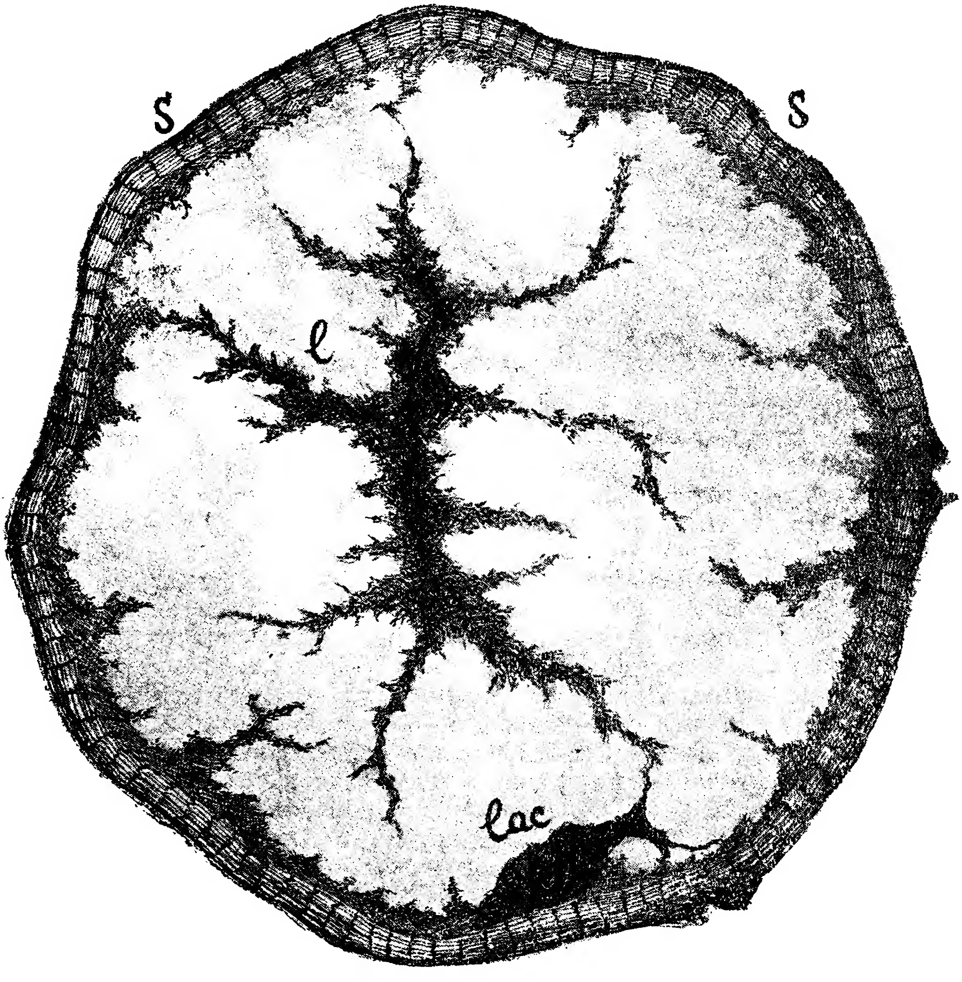


Рис. 1. Внешний вид поперечного сечения старого корня тау-сагыза. Схема. *s*—пробка, *l*—млечники, *lac*—лакуны.

В настоящее время имеются все предпосылки для расшифрования этой структуры и составления анатомической характеристики тау-сагыза:

1) разработаны данные по внешне-морфологической характеристике тау-сагыза (М. В. **Культиасов**, 1933 и Н. В. **Культиасов**);

2) вскрыты основные биологические свойства растения (работы Казфилиала ВНИИК и Г);

3) накоплен достаточный анатомический материал по предварительному ориентировочному анализу (**Раевская**, 1932; **Соловьев** 1932 и 1933);

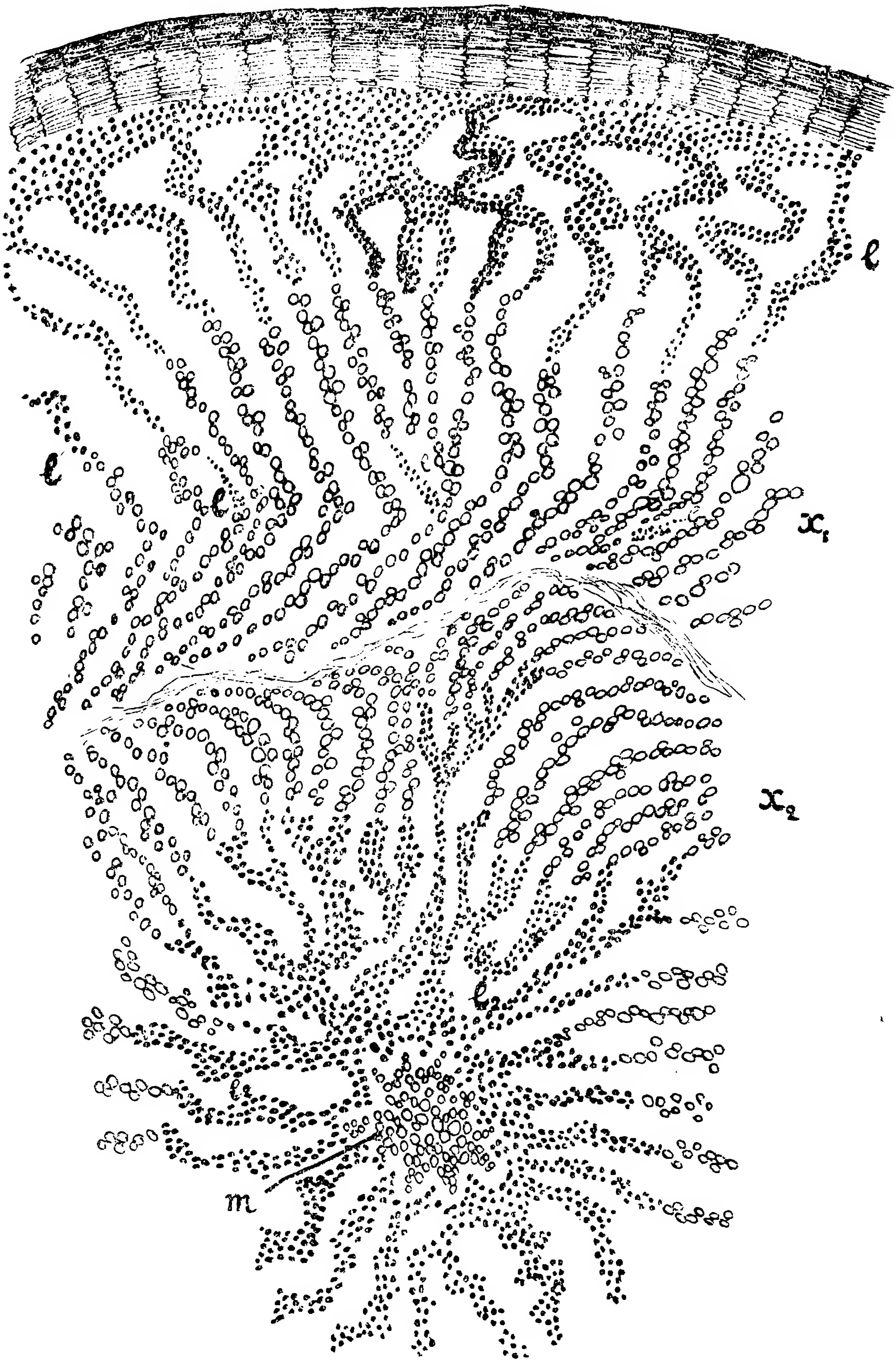


Рис. 2. Схема строения старого корня.
$s$ — пробка, $x_1$ — древесина пучков наружного круга, $l$ — млечники пучков наружного круга, $x_2$ — древесина пучков внутреннего круга, $l_2$ — млечники пучков внутреннего круга, $pr.x$ — центральная древесина корня, $m$ — сердцевина.

4) выращен обильный плантационный материал для исследования начальных фаз развития до трехлетнего возраста;

5) имеется материал по растениям, регенерировавшим после копки.

На этих основаниях следует признать своевременным составление микрографии тау-сагыза. Задача первой главы этой микрографии, — охарактеризовать основные этапы развития растения и выявить закономерности, лежащие в основе его анатомического строения, что позволит нам использовать анатомический метод при оценке каучуконосности форм и в работе по созданию новых сортов.

Данные смежных дисциплин позволят нам увязать атипичность структуры с жизненным циклом вида: „аномалия“ внутренней стуктуры должна превратиться в закономерность.

## Жизненная форма тау-сагыза

Жизненная форма тау-сагыза представляет собой морфологическое исключение. Будучи по характеру своего роста типичной рыхлой подушкой (Культиасов, 1933), тау-сагыз в противоположность подушкам из сем. *Caryophyllaceae*, *Plumbaginaceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae* отнюдь не микрофил: по данным Культиасова (1933), длина его злаковидной листовой пластинки колеблется от 16 до 34 *см*, по данным Соловьева (1933), лист со средней длиной в 18 *см* имеет объем в 0,4 *см*$^3$. Ежегодное нарастание новых розеток, а следовательно и общего числа листьев, может быть очень велико.

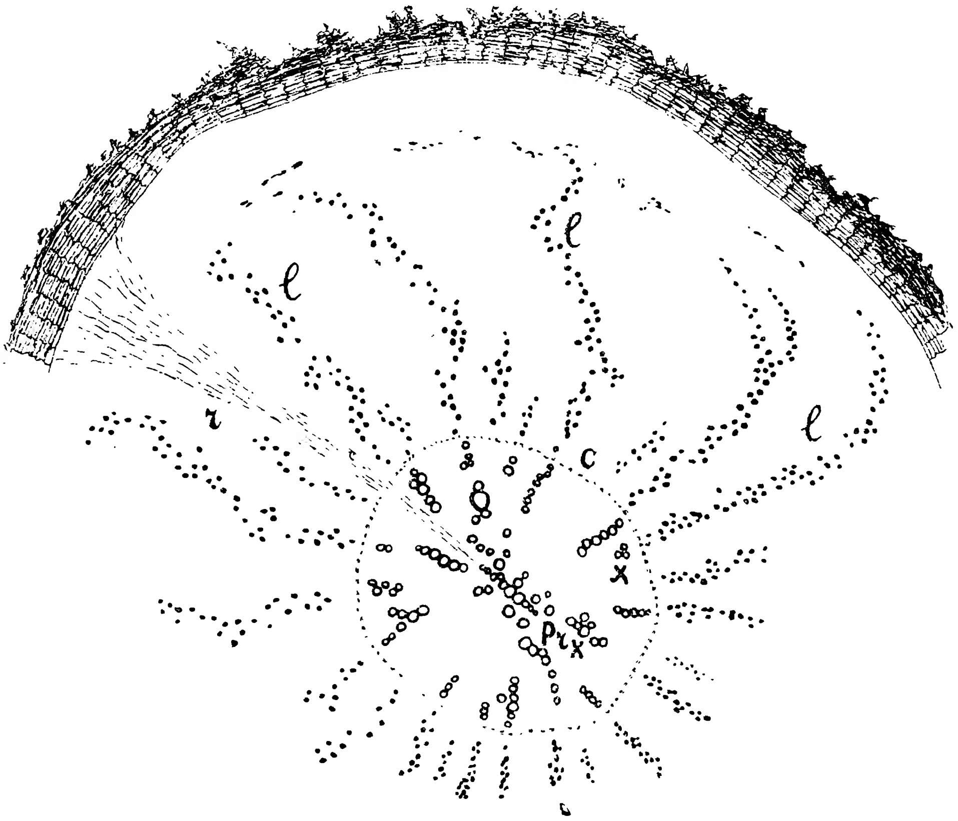


Рис. 3. Однолетний корень плантационного растения.
*s* — пробка, *l* — млечники, *x* — древесина, *prx*—протоксилема.

Между тем площадь, куда стекаются листовые и веточные следы, весьма ограничена.

Согласно данным, доставленным мне Н. В. Культиасовым, диаметр корневой шейки культурных сеянцев, т. е. в плантационных условиях Ю. Казакстана при искусственном орошении, выражается следующими цифрами:

| Возраст сеянцев | Варирование диаметра корневой шейки в *мм* | Средняя величина диаметра в *мм* |
|---|---|---|
| 1 год | 1 — 17,5 | 4,5 |
| 2 „ | 1,5 — 24,0 | 8,6 |
| 3 „ | 5 — 40 | 12 — 15 |

Диаметр же корневой шейки диких трехлетних сеянцев в среднем равняется около 1-2 *мм*, а диаметр корневой шейки старых растений диких зарослей едва доходит до 10 *мм*; в массе же около 2-3-4 *см*.

Генеративная продукция, в противоположность большинству подушек, также очень велика: общее число семянок всех цветоносов растения может уже на первом году его цветения (на третьем году его жизни) достигать 600—700 и до 1200. У старых растений на за-

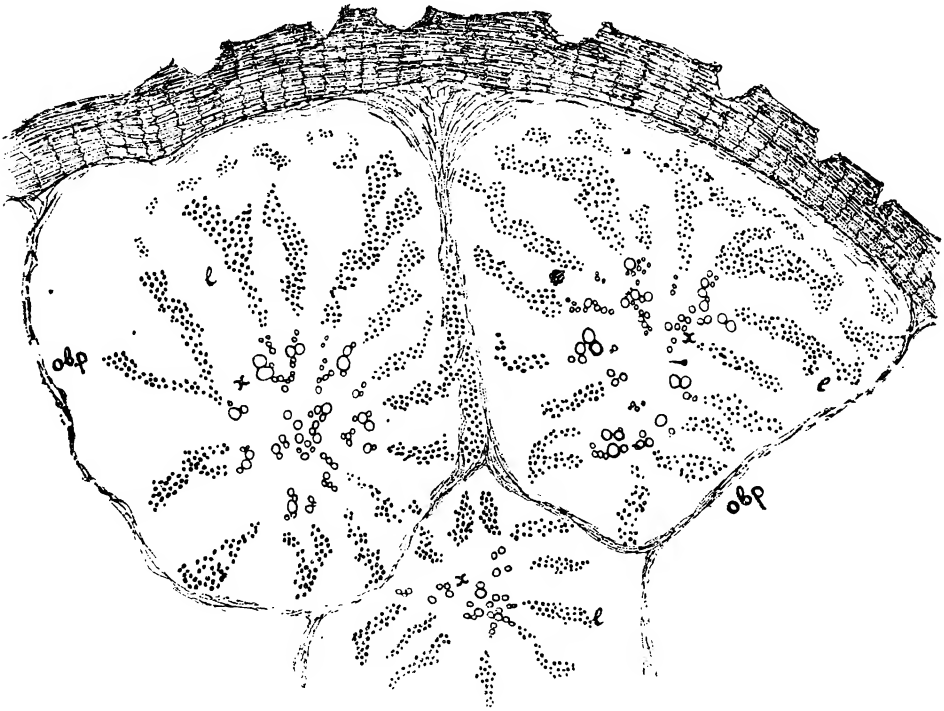


Рис. 4. Полициклическая фаза в гипокотиле плантационного растения. Схематизирована.

*s* — пробка, *l* — млечники, *c* — камбий, *x*—ксилема пучков наружного круга, $x_2$—ксилема пучков внутреннего круга, $x_3$ и $x_4$ — ксилема промежуточных кругов, *ob. p.* — облитерированная паренхима, *m* сердцевина.

рослях до 7000 сем. (Культиасов Н. В.). Итак, продукция, требующая места для отложения запасов и площади для размещения новых листовых следов в каудексе, огромна, рост же в толщину у дикорастущих растений очень ограничен. Понятно, почему основной анатомической чертой многолетних органов тау-сагыза является сме-

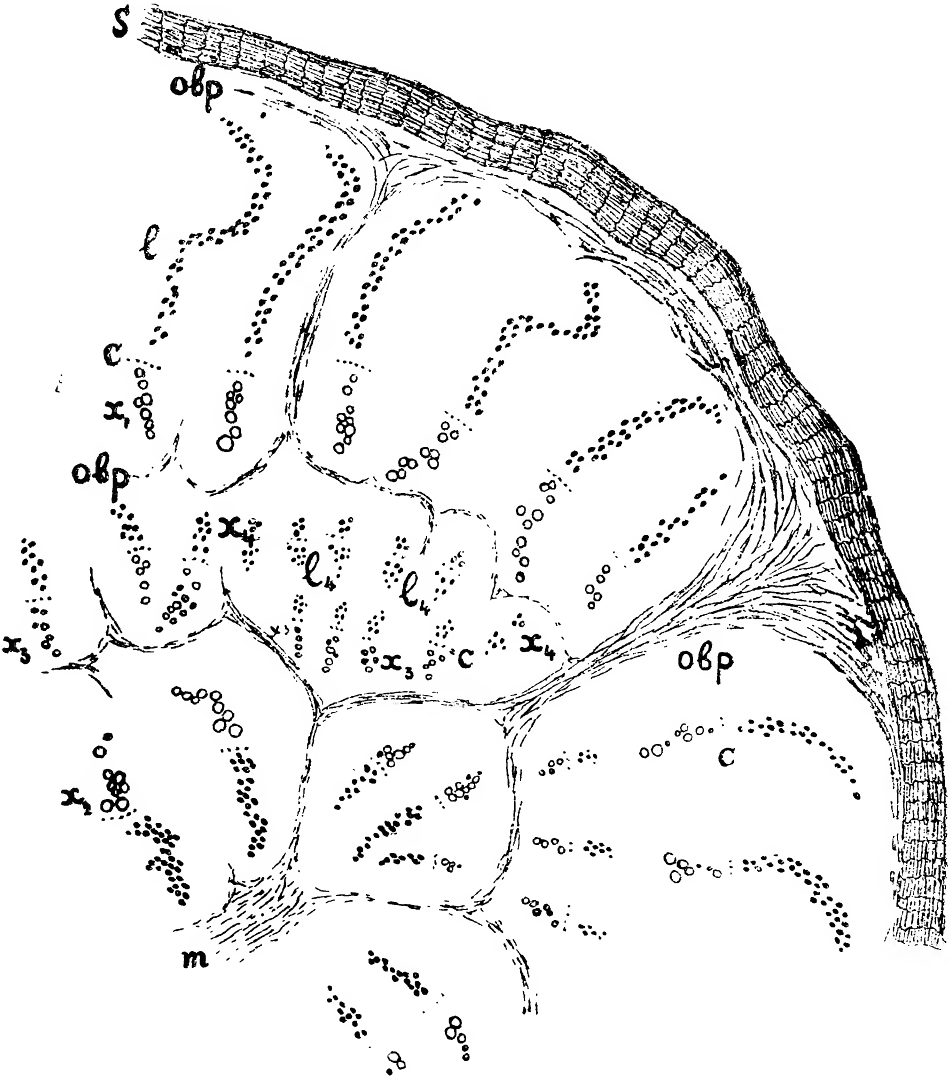


Рис. 5. Полицентрическая фаза в корне плантационного растения. Схематизирована те же обозначения, что и на рис. 4.

щение его тканей. Только в течение первого года жизни растения проросток его сохраняет обычную для огромного большинства двудольных структуру (рис. 3); начиная со второго года жизни плантационного растения, число проводящих пучков, входящих в гипокотиль, начинает возрастать в огромной прогрессии. Они распределяются сначала в два, потом в несколько кругов (рис. 4), теснятся, растут друг другу навстречу, давят на разделяющие их полосы паренхимы; клетки паренхимы легко теряют свой тургор, облитерируются; в силу этих топографических условий стебель принимает арадиальное строение. Проблема анатомического строения тау-сагыза не может быть разрешена вне проблемы распределения листовых и веточных следов в гипокотиле и в корне (рис. 5).

Хотя литература по дополнительному, так называемому „сверхурочному“ (faisceaux surnuméraires) проводящему аппарату огромна, вопрос о взаимосвязи пучков оси с ее боковыми органами ставился, насколько мне известно, немногими и притом старыми авторами.

## „Аномальные“-структуры в литературном освещении

Не претендуя на охват всей литературы по этому вопросу, я остановлюсь здесь на трех основных направлениях анатомической мысли: статическом, динамическом и эволюционном.

Сильнее всего, пожалуй, представлено направление „статическое“, констатирующее status quo, не находя ему сколько-нибудь удовлетворительных объяснений. Ряд видов рода скорцонера в этом смысле исследован Крюгером (Krüger, 1898). Им проделана большая работа по изучению аномального строения всех *Cichoriaceae* и по классификации их на анатомической основе. На основании исследований Крюгера, своего ученика, гёттингенский профессор Петер (Peter, 1898) устанавливает анатомическую группировку видов рода скорцонера, объединяя виды по признаку распределения проводящих пучков в стебле в три группы, очень удачно им названные: моноциклические дициклические, полициклические скорцонеры.

Оба автора сами отмечают несогласованность этой их анатомической группировки с морфологической. Действительно, если исходить из предлагаемого ими принципа классификации, то род скорцонер пришлось бы разнести по всем сложноцветным в виду того, что: „В этом одном роде повторены типы структуры, распределенные по всему подсемейству *Cichoriaceae*“ (Петер). Что же касается видов, то и здесь „нельзя по анатомическому принципу прийти к удовлетворительной систематической классификации скорцонер“. Не помогает и экологический принцип: „сходные условия вегетации и сходное строение часто не совпадают“. Поэтому Крюгер просто констатирует, что анатомическая группировка „ни в какой степени не совпадает с системой, основанной на морфологических признаках“ („sich in keiner Weise deckt!“). Что же касается Петера, то он переносит объяснение этого им самим созданного конфликта между анатомией и систематикой в область исторических процессов, пытаясь построить теорию о действии в прошлом сложноцветных неизвестных нам факторов: каких-то „формующих и группирующих процессов, которые в некоторых группах семейств нашли свое видимое выражение, обусловив образование новых родов, тогда как в скорцонерах они выявились только в их анатомическом строении — без заметного изменения родовых признаков“ (Петер, 1898).

Естественно, что подобный уход от реальных фактов в область идеалистической метафизики отнюдь не содействует разъяснению вопроса. Что же касается до противопоставления Петером эволюции анатомического строения эволюции внешней формы, как двух совершенно независимых процессов, то именно в этой ошибочной концепции и коренится причина получившегося у авторов искусственного раздвоения между внешней и внутренней морфологией растения.

Органический порок группировки Петера — Крюгера в том, что они базируются на поперечном срезе одной зоны одного органа—

срединны стебля. Но как только мы сойдем со статической позиции, все построения этих авторов рушатся: все авторы, изучавшие стебель скорцонер в его динамическом развитии, констатируют крайнюю неустойчивость признака, положенного здесь в основу группировки. Крюгер считал, что за исключением развития механической ткани, нет отличия между срединой стебля и его основанием. Это не верно: Петерсен еще в 1882 г. отметил, что „нижняя часть стебля цикориевых в немалой степени отличается от верхних зон“. Больше того: возможны и даже часты индивидуальные очень существенные вариации. Так, у одного экземпляра *Scorzonera hispanica* „все сердцевинные пучки оканчиваются in situ по средине сердцевины у основания стебля, у другого они все входят в проводящее кольцо“. [Ворсдель (Worsdell), 1919]. Поэтому авторы, рассматривавшие аномальную структуру в сем. сложноцветных в динамическом аспекте, согласны, что таксономическое ее значение большей частью ограничено пределами вида.

Эта точка зрения выражена весьма отчетливо у итальянского автора Круха (Kruch, 1890), обработавшего анатомию стебля цикориевых: „наличие внутренних проводящих пучков не может служить характеристикой рода или группы родов“. И в заключение: „Характер проводящих пучков, наличие их или отсутствие не может иметь иного значения кроме видового ни для цикориевых, ни, выражаясь обще, в каком-либо ином семействе“. То же мы находим у Пфейффера (Pfeiffer, 1926): „В систематическом отношении аномальные структуры обычно характерны только для вида, реже для рода или высших группировок”.

Вопрос о взаимоотношениях между внутренним строением, внешней формой и филогенией растения может быть разрешен лишь при условии согласованного использования данных по морфологии, анатомии и систематике. Нельзя не согласиться с одним из выдающихся анатомов — Колем (Col, 1899), что „одна анатомия не может быть базой для классификации“. Тем менее оснований строить систематическую классификацию по принципу, предложенному Петером и Крюгером.

Но Коль говорит о значении анатомии в сотрудничестве с систематикой, где она может „дополнять данные морфологии в сомнительных случаях“. Именно сложноцветные дали Колю в своем млечном аппарате богатейший материал для выяснения спорных систематических моментов (Col, 1902 и 1904).

Что же касается факторов, которые управляют распределением пучков в осевых органах растения, то здесь уместно будет привести слова Дюфренуа (Dufrenoy): „Морфологические вариации (автор подразумевает здесь обе морфологии: внутреннюю и внешнюю) являются лишь последствием вариаций физиологических”. Факт чрезвычайной изменчивости данного признака внутренней структуры заставляет нас искать взаимосвязей между внутренней структурой растения, его внешней формой и теми факторами среды, которые управляют характером роста растений, вызывая физиологические вариации. Связь эту осторожно нащупывал еще 50 лет тому назад Вейс (Weiss, 1883).

Большая работа Вейса: „Сердцевинная система проводящих пучков некоторых двудольных в ее отношении к листовым следам“ имеет для нас не исторический только, а совершенно актуальный интерес, так как в такой концепции она не была продолжена никем, хотя зависимость структуры стебля от характера листовых следов изучалось после Вейса весьма многими авторами [Коль (1899, 1904), Джеффрей (Jeffrey, 1917 и 1921), Бюньон (Bugnon, 1920), Бейли

(Bayley 1912, 1922, 1924), Иост (Jost, 1890), Александров (1926) и многие другие]. Но на вопросах взаимосвязи между структурой стебля и степенью развития листвы останавливались, насколько я могу судить, очень немногие: известные в этом направлении работы Иоста (1891) и Александрова (1933) опираются на структуры доминирующего у двудольных типа; что же касается структур атипичных, то сводная монографическая работа Пфейффера „Аномальный рост в толщину“ (1926) в Handbuch der Pflanzenanatomie, охватившая обширную литературу, вовсе не поднимает вопроса о зависимости между аномальной структурой и характером роста растения, оставаясь на почве констатации фактов и их классификации.

Вейс шел в разрез своему времени: идеи его находятся, как он сам констатирует, в противоречии с господствовавшей тогда среди немецких ученых теорией Негели (Nägeli, 1858) о специальных стеблевых пучках, теорией, которую поддерживали и Санио (Sanio, 1864) и Де-Бари (De Bary, 1882). Исследования растений с дополнительной проводящей системой из длинного ряда семейств привели Вейса к убеждению, что „системы сердцевинных пучков у двудольных с хорошо развитыми листьями никогда не бывают стеблевыми; они, так же как коровые пучки, являются продолжением листовых следов или частями их“. При сравнении сердцевинных пучков *Cichoriaceae*, *Tecoma*, *Acanthus*, *Campanula* и др. мы должны признаться, что существенной разницы в этом отношении нет. „Характер пучка и состав его — имеем ли мы пучок коллатеральный, концентричный или только лубяной — зависит от величины пучков, отходящих в узле из периферического круга внутрь“. „Внутренний луб *Solanaceae, Cucurbitaceae, Apocynaceae* — те же листовые следы“.

Мы находим далее у Вейса интересное сопоставление аномальной структуры двудольных со строением однодольных: „Если обратить внимание на своеобразные листовые влагалища, полностью или почти полностью охватывающие стебель у *Piperaceae*, бегоний, аралиевых и зонтичных, и сопоставить с этим большое число пучков, отходящих в лист, то пришлось бы чуть ли не прийти к предположению, будто мы имеем здесь дело со сходством с однодольными“.

В этих крайне осторожных словах интересно не столько сопоставление с однодольными, сколько указание на связь, существующую между характером листа и распределением пучков: между морфологическим и анатомическим принципами. Ту же связь Вейс подчеркивает более конкретно по поводу крестоцветных: он заметил, что у молодого кольраби „сердцевинных пучков в кауломе еще нет“, что у хрена „листовые следы разрастаются, по мере того как становится мощнее листовая розетка“. Это конечно весьма скудные данные, но они едва ли не единственные в этой области.

Совершенно иную позицию занял позднейший исследователь атипичного расположения пучков у сложноцветных—Ворсдель (1919).

Констатируя, что сердцевинные пучки далеко не всегда являются листовыми следами, но, согласно исследованиям Круха (1890), могут быть связаны с цветами и ветками, а в других замеченных им случаях прямо отходят от проводящего кольца, Ворсдель делает отсюда вывод, что Вейс решительно не прав, однако основную мысль Вейса об отсутствии у растения специальных стеблевых пучков он игнорирует.

Ворсдель стоит на почве доктрины американской школы Джеффрея о консервативных органах и атавистических признаках (Jeffrey, 1917). Поверхностное сходство структуры отдельных видов сложноцветных с однодольными он объясняет происхождением сложноцветных от предков с системой рассеянных пучков.

Этот тип предков обнаруживается, согласно Ворселю, в „консервативных органах“—в листе (в черешке), в цветоносе. Случаи, когда пучок из проводящего кольца переходит в сердцевину, автор рассматривает, как „частичное возвращение к примитивному рассеянному положению”.

„Высший тип проводящей системы сложноцветных не имеет внутренних пучков; он произошел путем эволюции из типа, обладавшего сердцевинными пучками. Сердцевинные пучки не являются листовыми следами: лист имеет свою собственную независимую систему“.

Тем не менее автор вынужден признать, что „в некоторых случаях, как напр. у скорцонеры, внутренние пучки являются прямым продолжением веточных следов“. Это очень ценное для нас признание в его устах. Но в остальном концепция Ворселя, несмотря на всю заманчивость его „эволюционной“ точки зрения, — несомненный шаг назад по отношению к Вейсу, в сторону гипотез, не менее туманных и спорных, чем у Петера.

Более реальную, более конкретную точку зрения на атипичные структуры мы находим у Имса (Eams, 1926).

Констатируя, что „многообразные структуры стебля и корня, описываемые обычно под именем „аномальных“, встречаются в очень многих семействах сосудистых растений — среди папоротников, голосемянных (цикадовых) и покрытосемянных“, Имс сводит это многообразие к немногим основным типам онтогенетического развития:

„когда камбий нормального типа создает благодаря особенностям своей деятельности необычное распределение флоэмы и ксилемы;

когда нормальный камбий сменяется в процессе онтогенеза новыми камбиями“.

Как видим, оба эти типа развития основаны на своеобразном характере вторичного роста. Третий тип аномалий обусловлен образованием сердцевинных или коровых пучков. О вторичном росте в этого рода пучках Имс ничего не говорит. Между тем тау-сагыз принадлежит в начальных фазах своего развития именно к этому третьему типу; в последующих же фазах его можно было бы отнести ко второму типу Имса, но с поправкой: у тау-сагыза деятельность нормального камбия не прекращается, он не „сменяется“ новыми, но в добавление к первоначальному проводящему аппарату возникают новые системы.

В своей универсальной сводной работе по аномальному утолщению растений Пфейффер (1926), к сожалению, не касается вопросов образования различных структур в процессе онтогенетического развития. Его деление аномальных структур на 8 типов с латинскими обозначениями и сложнейшими подразделениями чисто формально: оно основано на тех конкретных формах, к которым приводят нормальные процессы роста, отмеченные Имсом. В сущности подобные статические классификации ничего не объясняют, ибо согласно старому афоризму Тюрпена „надо видеть, как возникает вещь—это лучший способ ее объяснения“. „Voir venir les choses est le meilleur moyen de les expliquer“ (цитировано по Дюваль-Жуву, 1869).

Кроме того при классификации статического характера мы не гарантированы от возможности, что одно и то же растение окажется принадлежащим сразу к нескольким типам, так что неизвестно, куда его отнести: то, что представляется особым типом, может оказаться лишь одной из промежуточных фаз на определенном пути развития.

В процессе развития тау-сагыза имеется, как увидим ниже, фаза, в которой стебель распадается на отдельные очаги вторичного роста. В литературе мы встречаем описание подобных структур под мало удачными терминами „полистелии“ или „поликсилии”. Поскольку мы имеем здесь дело с несколькими центрами развития внутри первоначальной стели, правильнее было бы с нашей точки зрения говорить о полицентрической структуре. Подобной структурой характеризуются, прежде всего, лианы. Прилагаемый рисунок *Serjania Laroutteana* Радлькофера из Энглера и Прантля Natürliche Pflanzenfamilien (рис. 6) интересен для нас своим внешним сходством с полицентрической фазой тау-сагыза. Мы имеем здесь по периферии проводящей системы нормального типа ряд новых очагов развития с облитерированной паренхимой между ними.

Глядя на структуру *Serjania*, напрашивается предположение, что эти периферические образования возникли в стебле лианы позднее, в связи с развитием новых побегов или листьев, когда какие-то причины, быть может топографического порядка, помешали им влиться в центральную, уже сформировавшуюся систему.

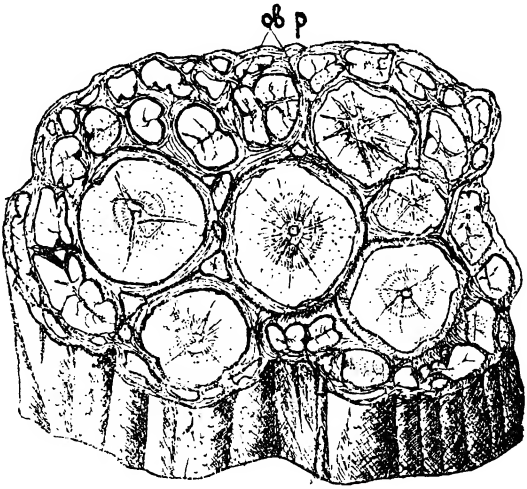


Рис. 6. Поперечное сечение стебля лианы, *Serjania Larouttcana* из Радлькофера. *ob. p* — облитерированная коровая паренхима между отдельными центрами развития.

Подобное же впечатление позднейшего возникновения таких дополнительных проводящих систем производит и структура стебля саговых [Миллер (Miller) 1919], где новые камбиальные меристемы последовательно охватывают друг друга, так что мы получаем как бы ряд проводящих цилиндров, вложенных друг в друга. Поставив себе задачу выяснить природу этой „поликсилической ситуации“, Миллер приходит к заключению, что „эти дополнительные цилиндры не стелярного, а корового происхождения“. Причин их возникновения автор не касается. Однако по рисункам можно составить себе представление о связи этих дополнительных образований с многочисленными листовыми следами, пересекающими кору. Учитывая характер роста видов р. *Cycas*, можно себе представить, что ежегодное образование огромного пучка листьев должно особенным образом отразиться на структуре стебля.

Переходя от современных цикадовых еще ниже, к ископаемой растительности, мы находим среди птеридосперм аномальные структуры полицентрического типа и как-раз у растений с большим числом крупных листьев—у видов *Medullosa* [Савар (Saward, 1910)], тогда как лепидодендроны характеризуются аномалией иного типа—огромным числом листовых следов в коре.

Обзор литературы по аномальным структурам приводит нас к выводу, что хотя авторы, изучавшие эти структуры, в большинстве своем и не останавливались на вопросах о взаимосвязи между проводящей системой оси и возникновением новых побегов и листьев, тем не менее такая связь во многих случаях вполне очевидна.

С этой точки зрения интересны работы Бен-Гилля (Ben-Hill, 1919) по анатомии стебля плауна (*Lycopodium retroflexum*). Автор отмечает, что структура стели меняется на протяжении стебля, образуя „параллельные полосы проводящей системы в зонах образования корней“. Он подчеркивает, что образование этих полос „повидимому коррелирует с ростом корней“.

Здесь уловлен тот же принцип связи между аномальным строением оси и образованием на ней боковых органов.

Однако необходимо оговориться, что этот принцип развития аномалий отнюдь не является единственным и универсальным.

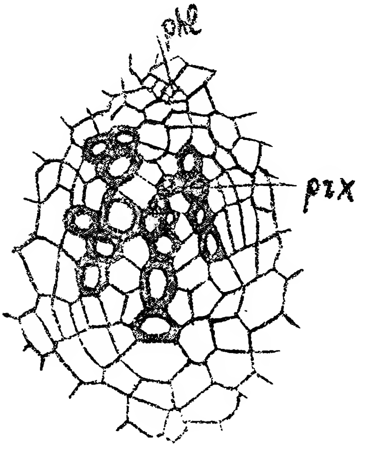


Рис. 7. Корень *Leontodon tuberosum* [из работы Carano (1904)]. Фаза первичной древесины: *prx* — протоксилема, *phl* — флоэма.

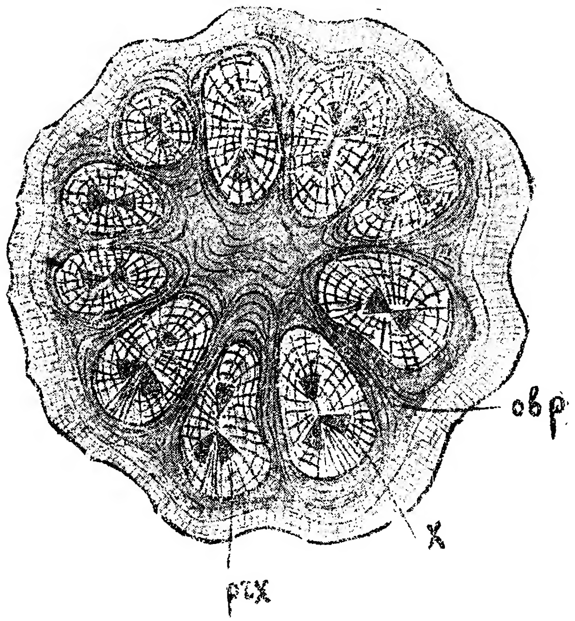


Рис. 8. То же. Позднейшая фаза. Фрагментация центрального цилиндра: *prx*—протоксилема, $x_2$—дейтероксилема с широкими радиальными лучами. *obp*—облитерированная паренхима.

В литературе дважды описан интересный случай атипичной структуры в корне *Leontodon tuberosum*[1], на котором стоит остановиться, так как он, казалось бы, филогенетически и морфологически близок к полицентрической фазе тау-сагыза. Структура придаточных утолщенных корней *Leontodon tuberosum*, [Меж и Гатэн (Maige et Gatin, 1902) и Карано (Carano, 1904)] поучительна тем, что мы видим структурные типы, возникшие различными путями. Как видно из рисунков, взятых из работы Карано (рис. 7 и 8), мы имеем перед собой правильную фрагментацию центрального цилиндра на овалы, очаги вторичного роста, „напоминающие маленькие стели“ (Maige et Gatin). Разъединяющие их паренхимные элементы стелярной соединительной ткани облитерированы, как и у тау-сагыза, под давлением развития „ложных стелей“ навстречу друг другу.

Поскольку структура эта возникает в боковых корнях, отходящих от стержневого корня обычного строения, она очевидно не имеет ничего общего с листовыми следами. В сущности мы имеем здесь дело с открытыми концентрическими пучками, центрами которых становятся группы первичной древесины (рис. 6), имитирующие затем собой центральную первичную пластинку корневой стели. Оттого и число ложных стелей постоянное, и расположены они симметрично, и сама структура является для *Leontodon tuberosum* конечной, а не промежуточной фазой развития, как у тау-сагыза.

---

[1] син. *Thrincia tuberosa*

Структура корня *L. tuberosum* заслуживает внимания анатома и потому, что корневые утолщения с их своеобразными структурными уклонениями вообще мало изучены. Судя по Пфейфферу, основным литературным материалом по этому вопросу остаются данные, собранные Чирхом в его курсе прикладной анатомии. Однако материал этот вполне заслуживает самостоятельной разработки, особенно в Средней Азии с ее обилием клубненосных растений.

Сопоставление структур корня тау-сагыза и корня *Leontodon tuberosum* доказывает, что здесь, несмотря на близость не только филогенетическую, но как будто и морфологическую (в обоих случаях корень, а не стебель) принцип атипичности совершенно иной, так как мы имеем здесь образования морфологически и, главное, физиологически совершенно разнородные: у *Leontodon* — боковой корень, слепой вырост оси, утолщенной, как хранилище запасов („racines tuberculeuses“ по Maige et Gatin), у тау-сагыза—атипичное строение развивается на главной оси в очевидной связи с возникающими на ней боковыми органами. Аномальные структуры этого типа представляют собой морфологическое явление, несомненно возникавшее многократно в процессе эволюции, в связи с характером взаимодействия между осью и ее боковыми образованиями.

### Фазы развития тау-сагыза

Изучение динамики строения тау-сагыза вполне удовлетворительно разрешает проблему связи внутренних пучков проводящего аппарата с развитием боковых органов — веток и листьев.

По строению стебля (цветоноса) скорцонеру тау-сагыз следовало бы отнести в рубрику моноциклических скорцонер Петера. Моноцикличен, как мы видели выше, и корень на первом году жизни. Однако, согласно исследованиям Барановой, в сердцевине гипокотиля уже на десятом листе розетки (т. е. в еще очень молодом растении 2-3 мес.) появляются сердцевинные пучки, которые, как ей удалось проследить, непосредственно связаны с молодыми листьями.

Весьма возможно, что листовые следы в сердцевине составляют обычное явление у растений с укороченным ростом оси и большим числом листьев: мне приходилось видеть сердцевинные пучки в верхней зоне стебля у подушки рода *Acantholimon*; отступя от этой зоны их уже не было. У тау-сагыза сердцевинные пучки на первом году жизни также за пределы верхушечной зоны не выходят.

Строение гипокотиля тау-сагыза в первые три года его жизни будет изложено в следующей главе микрографии. Поэтому детальное изложение связи проводящего аппарата гипокотиля с боковыми органами не входит в рамки данной работы. Отметим только, что продвижение пучков от периферии в сердцевину по радиальным лучам может быть прослежено весьма отчетливо.

На втором году жизни растения можно наблюдать продвижение внутреннего круга пучков из гипокотиля в корень. По этому пункту мы также находим ценные данные в разобранной выше работе Вейса (1883): „В мясистых утолщенных корнях сердцевинные пучки кауломa могут иметь свое продолжение в ксилеме корня; в этом случае каждый пучок растет своим нижним концом вниз. Проводящие пучки в ксилеме корня следует рассматривать как продолжение листовых следов". Основываясь на данных Вейса, Пфейффер (1926) обсуждает интересный вопрос о возникновении проводящих пучков не из меристемы, а среди древесной паренхимы, т. е. из постоянной и притом вторичной ткани. „В паренхиматозных стеблях и корнях паренхима, перешедшая в состояние постоянной ткани, часто сохраняет на всем поперечном сечении способность вновь переходить к эмбриональному состоянию, вызывая новообразования и создавая утолщение центрального цилиндра атипичным образом." При этом Пфейффер указывает на возможное участие в этих процессах митогенетических лучей Гурвича. Листовой след в центральном цилиндре корня изображен у *Taraxacum* в работе Раздорского и Борисова (1931).

„Продвиженье" пучка книзу вдоль по корню совершается у тау-сагыза по тому же типу, что и у других растений (Вейс, Ворсдель). Сначала исчезает древесина, так что пучок в нижнем своем конце остается лубяным, потом он кончается слепо. Слепые окончания пучков неоднократно наблюдал в стебле и Ворсдель. Последними остаются в пучке тау-сагыза млечники. Таким образом каждый листовой след, входя в гипокотиль, обогащает и млечный аппарат корня.

Внутренний круг пучков характеризуется у тау-сагыза обратной ориентацией лубом внутрь, что соответствует многократным наблюдениям разных авторов о повороте пучка на 180° при проходе его в сердцевину. Разницы между каудексом и корнем в этом отношении нет.

По мере развития новых и новых розеток дициклическая структура корня переходит в полициклическую (у культурных растений на третьем году вегетации): между наружным и внутренним кругами располагаются промежуточные круги из более мелких пучков (рис. 4). Но характерным для тау-сагыза моментом надо считать появление боковых пучков: они как бы останавливаются на полдороге ко внутреннему кругу и остаются в сердцевинных лучах, совершая только пол-оборота (90° вместо 180°); располагаются они обычно попарно, камбий их ориентирован по радиусу, а лубы их нарастают навстречу друг другу. С этого момента структура становится арадиальной и может считаться вполне специфической для данного вида.

У других скорцонер также наблюдается в стебле боковая ориентация отдельных более мелких пучков (Крух, 1890), но такой закономерности расположения нет, к тому же это — мелкие пучки, где вторично рост еще не выражен.

Дальнейшее развитие протекает у тау-сагыза все более и более специфично. Вхождение боковых пучков по линии лучей разъединяет камбиальное кольцо. Арадиальный рост пучков друг другу навстречу вызывает облитерацию клеток лучей по срединной линии; проводящее кольцо разбивается на отрезки, часто неравномерные. Затем дело осложняется еще больше: вместо прерванного камбиального кольца образуется большое число камбиальных замкнутых фигур: полоски камбия пучков, принадлежащих к разным генерациям, смыкаются через посредство промежуточных звеньев — камбиальных отрезков боковых пучков. Этим путем на площади прежней стели обособляются новые очаги вторичного роста в форме кругов, эллипсисов или сильно вытянутых по тангенсу неправильных фигур в зависимости от числа пучков, охваченных новой камбиальной линией. Поскольку мы имеем здесь несколько центров развития, структура эта может быть названа полицентрической (рис. 5). Насколько мне известно, она пока не имеет полного аналога[1]. При всей сложности развития полицентрическая структура характеризуется вполне отчетливо наблюдаемой закономерностью и при всей своей специфике управляется теми же законами, что и другие атипичные структуры. Так, согласно Вейсу: „если несколько сложных внутренних пучков не слишком удалены друг от друга, то они объединяются общим камбием совершенно по тому же типу, как обычно происходит слияние отдельных пучков в кольцо у всех голосемянных и двудольных“. Правда, у тау-сагыза „объединение общим камбием“ происходит не так, как описывает Вейс, но это потому, что решающую роль здесь играют боковые пучки, отклоняющие камбий от его тангентального направления.

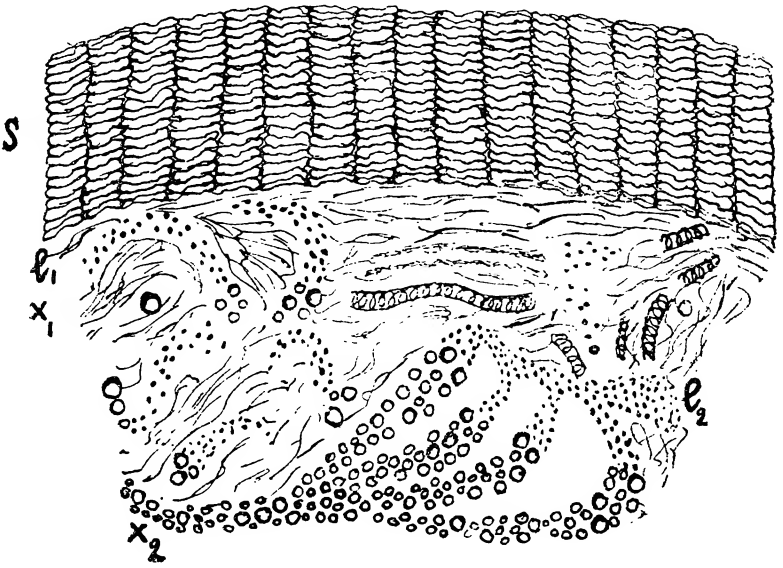


Рис. 9. Периферическая часть старого корня тау-сагыза. Схематизирована. Пучки внутреннего круга приняли тангентальное направление, периферическое млечное кольцо частью отрезано коркой. Обозначения те же, что и выше.

Можно отчетливо проследить, как нарастание пучков в каудексе, а вслед за ним и в корне подчинено развитию новых розеток; выражаясь обще: анатомическая структура отображает собой внешние этапы жизни растения, характер его развития и роста, т. е. процессов, в свою очередь подчиненных действию факторов среды. Значение внешних факторов обнаруживается, например, в задержке перечисленных анатомических фаз в условиях угнетенного роста, когда в силу неблагоприятных условий, малого количества воды и т. п., развитие розеток каудекса задерживается. Все вполне закономерно, и никакого „несоответствия“ („Discordanz“)

---

[1] Однако характерная для этой структуры облитерация тканей между очагами утолщений характеризует полицентрическую структуру и других типов, как у лиан (*Serjania*), так и в туберизованных корнях (*Leontodon tuberosum*), см. выше, рис. 6 и 8.

между ходом морфологического и анатомического развития“, каковое по Петеру якобы характеризует скорцонер.

В своей генеральной литературной сводке Пфейффер констатирует: „насчет характера сердцевинных пучков в очень многих семействах мало известно (листовые ли следы, или специально стеблевые пучки). Экологическое их значение не изучено.“ Причины такой оторванности анатомического метода от живого растения, разумеется, многообразны, но не малую роль здесь конечно сыграла обстановка отчужденности лаборатории от природы и опытного поля, среди которой работает огромное большинство анатомов.

Полицентрической фазой кончаются наши наблюдения над плантационными растениями. Описанные фазы развития встречаются и среди растений диких зарослей, хотя повидимому периоды фаз здесь замедлены и вряд ли совпадают с числом лет, как на плантациях.

Между полицентрической фазой и конечной фазой развития взрослого дикорастущего растения мы пока не имеем промежуточных звеньев. Их надо найти; их надо искать среди растений зарослей, так как весьма возможно, что плантационные растения ключа к конечной фазе не дадут ни на четвертый год, ни в последующие за ним годы: не исключается возможность, что вегетация в мягких культурных почвах создает новый структурный тип тау-сагыза, лишенный большинства деформационных и деструкционных явлений, столь характерных для растений зарослей. Гипотетически можно себе представить недостающие звенья цепи фаз в свете следующих положений:

1) исчезает полицентрическая структура: проводящие пучки продолжают накопляться, древесина уплотняется, запасная ткань сводится к минимуму, радиальные лучи сжимаются, почти облитерируются, межпучковый камбий исчезает, остается только пучковый;

2) в условиях давления щебнистой почвы развиваются и ширятся процессы деформации: боковые пучки сдвигаются, вытягиваются по общему направлению древесины, крупные комплексы пучков смещаются, переходят в косое, а местами в тангентальное направление.

На рис. 9 изображена часть корня очень небольшого диаметра, где древесина наружного круга стелется параллельно пробковому слою.

Если древесина более или менее сохранила общее радиальное или слабо косое направление, ее можно охарактеризовать как „ступенчатую“: круг пучков прерван секторами, в которых пучки, как было описано в начале данной статьи, уходят параллельными ступеньками вглубь, так что млечные полосы их вклиниваются в массу древесины, двигаясь под углом навстречу друг другу, чтобы ближе к периферии слиться в одну общую жилку.

Так, судя по предварительным ориентировочным данным, можно себе мыслить развитие конечной фазы тау-сагыза. Конкретные данные могут быть получены лишь путем работы среди самих зарослей, каковая и запроектирована Казфилиалом на лето 1934 г.

Пока же можно только констатировать, что конечная фаза тау-сагыза характеризуется наличием трех млечных систем, возникших разновременно:

1) узкое периферическое млечное кольцо, возникшее из смещенных полос луба наружного круга. Оно продолжает расти, но наружные его зоны последовательно отсекаются образованием корки;

2) центральная млечная система, принадлежащая внутреннему кругу пучков. В ней полосы луба скучены, сдавлены, линии млечников проходят по извилистым кривым (рис. 2);

3) система млечных „жилок“, связывающая центральную и перефирическую системы (рис. 1). Проходя в основном в радиальном направлении, „жилки“ связаны перемычками по тангенсу, по кругу, по кривой и принимают в себя ветви под углом.

Эта система имеет наибольшую практическую ценность. Необходимо выяснить, действительно ли она образуется из системы боковых пучков, возникших в полицентрическую фазу. В этом будет центр будущих исследований.

## Анатомическая характеристика тау-сагыза

Переходя от соображений общего характера к конкретной анатомической характеристике тау-сагыза, необходимо ввести в нее разграничение анатомических признаков, оценивая их с точки зрения их генезиса и их значения.

### А. Признаки таксономического характера

1. Структурным признаком, характеризующим все семейство сложноцветных в его целом, является редукция межпучкового камбия в стебле (Радкевич, 1929) или, согласно определению Ворсделя (1919), „не сомкнутая рыхлая структура (Coosely constituted vascular cylinder) проводящего цилиндра, состоящего из пучков в значительной степени индивидуализированных“. Эта последняя, подмеченная Ворсделем черта, — обособленность отдельных проводящих пучков — очень характерна для сложноцветных. Она очень ярко выделяется у видов рода *Cousinia*, хорошо выявлена и в цветоносе тау-сагыза. Выражается она главным образом в расположении пучков не по кругу, а по ломанной кривой — „alignement more or less irregular“ (Ворсдель, 1919).

В каудексе тау-сагыза склонность к редукции межпучкового камбия приводит к специфическому явлению: после прохода листового или веточного следа из коры в центральный цилиндр листовая щель его не заполняется, как обычно, за счет элементов камбиального происхождения, клетки ее облитерируются. Листовые щели каудекса и корня повидимому становятся теми путями, по которым пройдут линии деформации, которые разграничивают отдельные очаги утолщения в полицентрической фазе. Впрочем вопрос о линиях облитерации, о закономерности в их образовании нуждается в дополнительном исследовании.

2. Принадлежность тау-сагыза к подсемейству *Liguliflorae* выражается:

а) в строении млечного аппарата (изучен Барановой, 1934),

в) в наличии пучков в сердцевине.

3. Таксономическим признаком можно считать и наличие инулина, сближающее тау-сагыз между прочим и с *Taraxacum*.

4. В частности тау-сагыз в первую свою фазу анатомически близок к каучуконосным видам рода *Taraxacum*: характер расположения млечников в лубе, их тесная топографическая связь с ситовидными трубками сближает тау-сагыз с кок-сагызом (Баранова, 1934).

5. По отношению к другим видам его рода можно устанавливать связи только по стеблю, так как корни в литературе не изучены. Цветонос тау-сагыза принадлежит к типу наиболее просто организованных скорцонер (моноциклических, по Петеру). По всей вероятности это зависит от его слабой олиственности.

Интересно было бы проделать работу по сопоставлению развития листвы с распределением пучков в осевом аппарате многолетних органов других скорцонер, по крайней мере—скорцонер-каучуконосов.

### В. Признаки экологического характера

Жизненная форма тау-сагыза, рыхлая подушка, обусловливает собой наличие анатомических признаков, объединяющих его с подушками из других семейств—*Saxifragaceae* и *Rosaceae* и с одним из типов строения подушек у *Caryophyllaceae* (Радкевич, 1929): общую мелкоклетность, включая малый (особенно в первые годы) диаметр сосудов, и минимум лигнификации в многолетних органах; склеренхима имеется только в листе и в цветоносе; древесина принадлежит к типу мягких, паренхиматозных древесин.

Атипичная структура стели в известных пределах также свойственна многолетним осевым органам некоторых подушек в силу их укороченного роста при обильном ветвлении. Есть подушки, которые приближаются в некоторых своих зонах к полицентрической структуре и к асимметричному строению стели (*Gypsophila arctioides*—Радкевич, 1929). Однако ни одна из исследованных мною подушек (до 25 видов) не достигает такой сложной структуры стели.

### С. Признаки морфологического характера

1. Корень тау-сагыза принадлежит к типу корней (Радкевич, 1926) с мощно развитым лубом, аналогично растениям с мощной корневой системой (*Sophora pachycarpa, Convolvulus subhirsutus*,—с одной стороны, и растениям с прикорневой розеткой как род *Taraxacum*)—с другой. Поперечник луба превышает у тау-сагыза поперечник древесины.

2. Как лубяная, так и древесная паренхима одинаково заполнены инулином и капельками смолообразного содержимого.

3. Характер запасающей ткани в первые годы развития тау-сагыза соответствует структурному типу мясистого корня, как его наблюдал Вейс (1880) у *Cochlearia*, *Brassica* и других крестоцветных: основным признаком этого типа является малая диференция запасающих элементов. „Лубяная и древесная паренхимы мало растут в длину, как у всех мясистых органов“ (Вейс, 1881), и далее: „перегородки в лубяной паренхиме появляются позднее.“ Эти наблюдения верны и для тау-сагыза. Замечание Пфеффера, что „у корневищ и корней с аномальной структурой, служащих хранилищами запасов, граница между древесной паренхимой и сердцевинными лучами совершенно стирается“ следует распространить не только на ксилему, но и на флоему тау-сагыза; если под радиальными лучами понимать клетки определенной типичной формы, то таковых у тау-сагыза вовсе нет: вся ткань между линиями проводящих элементов состоит из более или менее однородных, вытянутых в вышину клеток, типа запасающих волокон, только в лубе радиус их шире, чем в древесине, и некоторые из них поделены перегородками, представляя собой собственно лубяную паренхиму.

4. Характерна у тау-сагыза слабая связь между элементами запасающей ткани: по мере удаления от камбия к периферии связь между клетками все менее и менее плотная, что соответствует наблюдениям Вейса: „у хрена первоначальная прямоугольная форма клеток ксилемы и флоемы теряется, клетки округляются и образуют межклетные пространства“, что повидимому является особенностью мясистых корней.

5. Характер „продвижения“ пучков вниз по корню, рассмотренный нами выше, также вполне типичен для корней паренхиматозного характера.

Расставив по местам признаки, сближающие тау-сагыз с членами одной с ним систематической группы, или с членами того же экологического и морфологического типа, мы можем поставить вопрос: какие же собственно признаки характеризуют его видовую специфичность?

## Д. Видовые особенности тау-сагыза

Видовая специфичность анатомической структуры тау-сагыза непосредственно связана с его морфологической специфичностью и своеобразием его жизненного цикла.

По характеру своего роста тау-сагыз в целом ряде признаков отклоняется от своей основной жизненной формы — подушки.

1. Тау-сагыз, как мы видели выше, не микрофил.
2. „Его рост и развитие бурно протекают в весенний период наряду с эфемерами“ (Культиасов).
3. Он относительно слабо ветвится (Культиасов).
4. Он дает очень большое число розеток.

Указанные особенности создают специфический жизненный цикл, который Культиасов (1933) в своей монографии тау-сагыза разбивает на два периода: стадию розеточного периода и стадию подушки.

В культуре специфичность тау-сагыза возрастает по всем линиям: селекционный отдел Атабаевской опытной станции регистрирует в своем фонде формы, которые по своей листве, длине и ширине листа и по числу розеток значительно превосходят растения зарослей соответствующего возраста; трехлетний тау-сагыз с селекционных плантаций представляет собой уже мощное растение: гипокотиль его несет до 20 розеток, образующих большую полусферу в виде ежа из длинных ланцетовидных листьев.

Внутренняя структура тау-сагыза, отображая в своем развитии отдельные этапы его роста, отражает собой еще одну морфологическую черту: тип соединения листа со своей осью в виде полустеблеобъемлющего влагалища, как у зонтичных. Число крупных пучков влагалища тау-сагыза варииируют — 3-5 (Соловьев). Предстоит выяснить соотношение между числом пучков и шириной листа и проследить движение листовых следов, крупных и мелких, из влагалища в каудекс.

Мощное развитие листвы, повышая продукцию растения, неизбежно активирует развитие проводящей системы оси (Иост, 1891; Джеффрей, 1917 и 1921; Александров, 1932): лист обогащает свою ось определенным числом листовых следов, у стеблеобъемлющего же листа число это обычно больше, что совершенно верно подмечено Вейсом (см. выше). И не случайно два исследователя атипичной структуры, стоящие на противоположных точках зрения, Вейс и Ворсдель, разными путями приходят к сопоставлению сложноцветных с однодольными (см. выше). Весьма вероятно, что анатомический признак однодольных, так называемая „разбросанность пучков“, находится в теснейшей связи с признаками морфологическими — параллельной нервацией, неизбежно входящей в стебель большим числом пучков. Стеблеобъемлющий и полустеблеобъемлющий лист могли возникать не раз в течение эволюции растительного мира в различных группах. Следовательно большее число пучков, не уместившихся в один круг, еще вовсе не указывает на генетическое сродство с однодольными (Ворсдель), а только на морфологическое сходство по одной группе признаков.

В чем заключается специфичность анатомического развития тау-сагыза?

Фазы его развития являются анатомическим аргументом в пользу концепции Культиасова о его стадиях роста. Мы видели выше, что корень и каудекс в первые годы жизни построены по типу корневой системы с мясистыми утолщениями, представляющими хранилища запасов. Это первый период роста — „стадия розетки“. В начале ее тау-сагыз не специфичен.

Какова основная линия развития тау-сагыза при переходе от начальной фазы — моноциклической к фазе конечной — стадии подушки — через ряд промежуточных фаз — дициклическую, полициклиническую и полицентрическую?

В начальной стадии мы имеем максимальное развитие запасных тканей; в конечной фазе (у культурных растений в настоящее время не достигнутой) количество запасных тканей сведено до минимума. Анатомический путь развития тау-сагыза есть путь меняющегося взаимоотношения тканей запасающей и проводящей: в первых фазах отношение проводящей ткани к запасающей выразится мелкой дробью, в фазе полицентрической оно приблизится к единице, в стадии подушки оно будет представлено целым числом. При этом падение удельного веса запасающей ткани происходит несмотря на то, что продукция растения вырастает в огромной пропорции.

Здесь-то и проступает весьма ярко специфичность тау-сагыза, так как большинство растений с очень крупной продукцией характеризуется огромными утолщениями корневой системы (виды рода *Ferula*, эремурусы, ревень и таран — *Polygonum alpinum*), но тау-сагыз — подушка с корневой системой малого диаметра, зажатой в твердом щебнистом грунте, следовательно и условия развития и взаимоотношения тканей здесь иные.

Однако характерно, что полного смыкания проводящих элементов у тау-сагыза даже в стадии подушки не происходит: сосуды всегда окружены неодеревянелой древесной паренхимой, а древесина пучка в целом всегда остается окруженной запасающей тканью радиального луча. Это согласуется с теорией Джеффрея о зависимости между количеством паренхимы вокруг листового следа и продукцией листьев (Jeffrey and Torrey, 1921).

В итоге ряд моментов — характер роста однолетних органов, характер связи листа со стеблем, характер роста корневой системы — действует в одном направлении, в сторону все большего нагромождения листовых следов в каудексе и все большего продвижения их внутрь корня.

Специфической чертой является также чрезвычайная нежность живых тканей в стадии розетки: оболочки запасающих клеток, особенно в лубе, легко разбухают; от пребывания среза в воде клетки обособляются, округляются, отделяются друг от друга, так что ткань, погруженная в воду, легко расползается. Свойство это с возрастом усиливается: чем моложе растение, тем ткани его плотнее. Живые ткани тау-сагыза отличаются повидимому и малой эластичностью: они весьма легко сминаются и облитерируются; корень растрескивается при высыхании и крошится под бритвой.

Но, легко подвергаясь разрушению, ткани, с другой стороны, проявляют большую активность, свойственную вообще элементам утолщенных корней: в любом месте коры и стели одно-двухлетнего корня можно наблюдать деления среди запасающей ткани.

Хотя оба эти свойства — обособление оболочки и активность постоянных тканей — и характерны вообще для мясистых корней (см. выше), но у тау-сагыза они выражены в максимальной степени.

Какая же закономерность управляет характером метаболизма, при котором жидкая и полужидкая фаза вещества доминирует над отложением плотных углеводов? Возможно, что одним из решающих факторов будет здесь большой приток пластических веществ: убывая количественно, запасающие ткани меняются качественно, реагируя на возрастающую продукцию растения.

Специфической чертой тау-сагыза следует считать деформацию тканей его в стадии подушки, подготовляемую уже с третьего года культурного растения: смещение пучков на сторону, асимметрическую структуру.

Более подробное изучение этой структуры возможно при исследовании тау-сагыза на месте в природных условиях произрастания его зарослей.

## Место тау-сагыза среди растений с атипичной структурой

Мы видели, что история развития растений с атипичной структурой освещена в литературе весьма скудно.

Мы имеем более или менее ясное представление об этапах развития структурных аномалий только двух типов: туберизованного корня *Leontodon tuberosum* и аномалии видов *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*, имеющей обширную литературу. Но оба эти типа очень далеки от тау-сагыза.

Жизненная форма тау-сагыза так специфична, цикл его развития так своеобразен, что можно сомневаться в наличии растения, развитие которого протекало бы фаза за фазой вполне параллельно тау-сагызу. Тау-сагыз повидимому вполне специфичен по характеру своего онтогенеза, однако отдельные фазы, из которых слагается его анатомическая биография, находят себе аналогов среди тех или иных растений с атипичной структурой.

В развитии тау-сагыза следует отличать принципы организации его структуры от принципов ее деформации.

I. Организационных принципов в сущности два:

Анатомический тип тау-сагыза сочетает в себе крайние черты травянистого типа с чертами типа древесного. Мы наблюдаем в нем, с одной стороны, максимальную индивидуализацию пучков, какая характеризует крайних представителей травянистого типа, и, с другой стороны, чрезвычайную жизненность камбия, вследствие которой каждый пучок, раз возникнув в гипокотиле или корне, становится новым очагом вторичного роста.

1. Интенсивный вторичный рост в условиях индивидуализации проводящих пучков — таков структурный принцип развития тау-сагыза.

Этот принцип чрезвычайно ценен для нас, так как он обеспечивает постоянное систематическое нарастание млечников вторичного луба.

Непрерывность работы камбия в пучках, возникающих в гипокотиле год за годом, отличает тау-сагыз от других атипичных структур, где по мере образования нового дополнительного проводящего аппарата деятельность камбия более старых проводящих систем последовательно затухает (Имс, 1926). Интенсивность вторичного роста тау-сагыза может быть поставлена в связь с высокой продукцией его листовой массы.

Что же касается индивидуализации пучков, то трудно сказать, в какой мере ее можно связывать с историческими причинами, исходя из представления о сложноцветных, как об одном из последних звеньев эволюции двудольных от древесного типа к травянистому. Но с морфологической и физиологической точек зрения вполне естественно, что развитие мягких тканей корня, обусловленное все той же высокой продукцией растения, допускает образование в толще постоянных тканей новых меристем (Пфейффер, 1926) и облегчает продвижение листовых следов на значительную глубину без слияния их с другими пучками, с сохранением их индивидуальности.

2. Второй организационный принцип вытекает из первого: структура тау-сагыза складывается под знаком накопления пучков.

В этом отношении первые фазы его развития находят себе аналогию в ряде растений из сем. зонтичных, колокольчиковых, гречишных, не говоря уже о сложноцветных, так как исходная структура атипичности тау- сагыза — это стель с сердцевинными пучками, структура, широко распространенная среди растений с мощной листвой и стеблеобъемлющими или полустеблеобъемлющими листовыми влагалищами.

Полициклическая фаза также имеет своих аналогов среди растений того же характера, хотя встречается реже: в черешках зонтичных, в подземном черешке гигантских листьев ревеней, в ножках соцветий, и, как мы видели выше, в стебле полициклических скорцонер.

Аналогов полицентрической фазы следует искать в подземных органах крупных травянистых многолетников: мне приходилось видеть структуры с „ложными стеблями“ в корневых утолщениях зонтичных — *Ferula Litwinowiana*, например (Радкевич, 1933).

II. Принцип деформации и деструкции управляет вторичными явлениями в тканях стели, которые накопляются в последние фазы онтогенеза тау-сагыза:

1) смещение проводящих пучков, 2) облитерация паренхимы, 3) образование лакун, 4) обособление очагов ткани, окруженных пробкой.

Явления эти обусловлены факторами двоякого рода: внутренним фактором — характером утолщения пучков (навстречу друг другу) и внешними — характером почвы.

Существуют ли аналоги тау-сагыза в этой его конечной фазе?

Возможно, что они найдутся среди растений аналогичных с тау-сагызом биоценозов, например среди полукустарников, живущих на горных щебнистых почвах.

Тау-сагыз — исключительное растение, потому что ряд признаков, свойственных и другим растениям, выражен в нем в высшей исключительной степени, но общие принципы, согласно которым развивается его структура, управляют развитием немалого числа растений, которые по ложной традиции принято относить в рубрику аномальных. Тау-сагыз занимает среди этих структур свое специфическое место под знаком атипичной структуры с чрезвычайно интенсивным вторичным ростом и чрезвычайно резкими явлениями деформации.

## Заключение

Тау-сагыз — растение, имеющее атипичную и весьма сложную анатомическую характеристику.

Анатомическое изучение тау-сагыза несколько отстало от других линий работы над ним, потому что, согласно выражению Имса (1925 г.): „Интерпретация комплексных структур, отступающих от обычного типа, может быть достигнута лишь на основе онтогенетического исследования или самой развивающейся оси, или сеянца“. Между тем до этого года анатомы таким материалом по развитию оси не располагали.

Отклонения тау-сагыза от доминирующего типа возникают в определенной нарастающей последовательности:

1. Образование по истечении определенного срока вегетации *внутреннего кольца проводящих пучков* с обратной ориентацией, что составляет дальнейшее развитие структуры с так называемыми сердцевинными пучками.
2. Образование в течение последующих лет *промежуточных пучков.*
   а) между наружным и внутренним кругами образуются пучки с обратной ориентацией.
   в) в сердцевинных лучах образуются пучки с боковой ориентацией.

Эти процессы ведут к крайнему развитию структуры с так называемыми интерксилемными (внутридревесинными) пучками.

3. *Разъединение стели на отдельные центры развития* — явление сравнительно редкое среди растений с атипичной структурой.
4. Образование *асимметричной структуры* на основе облитерации паренхимных элементов и смещения пучков. Эта структура является естественным завершением основного направления развития стели — нагромождения листовых следов.

Тау-сагыз — объект исключительно ценный как для частной, так и для общей анатомии. На опыте Атабаевской станции можно наблюдать, как анатомический метод занимает все больший удельный вес в работе по освоению тау-сагыза: в изучении культурных форм, в изучении природного генофонда, в установлении того направления, по которому должны итти селекция и культура. Повидимому микроскопу предстоит занять в производственной работе над тау-сагызом не меньшую роль, чем в текстиле и торфяном деле.

Участие анатомического метода в производственной работе развернется по двум направлениям.

При изучении генофонда зарослей анатомический анализ позволит быстро и точно установить фазу развития, в какой находится данное растение, и оценить степень его каучуконосности. Признаки внутренней структуры войдут таким образом в качестве одного из составляющих в общую характеристику отдельных форм дикорастущего тау-сагыза.

При полевой культуре анатомический метод должен контролировать работу селекции путем установления ценных для нас признаков и своевременной сигнализацией уклонения созидаемой формы в невыгодную для нас сторону.

Уже сейчас, на основании вышеизложенных еще ориентировочных данных, видно, что ценность культурной формы создается в процессе онтогенеза приблизительно в следующих хронологических рамках:

На первом году жизни культурного растения в нем определяется: а) ширина его луба, в) степень насыщенности луба млечниками.

На втором году — степень развития центральной млечной системы. На третьем году — степень развития системы млечных жилок.

Как увязать эти данные с методами культуры?

От каких факторов зависит насыщенность луба млечниками, — мы не знаем. Это и есть центральная проблема. Она должна быть освещена путем кропотливого изучения:

1) разных форм в их соотношении между структурой корня и характером листвы и

2) одной формы в разных условиях.

Изучение это удобнее всего производить на первом году жизни растения.

Два других структурных процесса: развитие луба и нагромождение проводящих пучков — должны быть изучены в контакте со смежными дисциплинами.

1. Поскольку морфологические вариации отображают собой вариации физиологические (Дюфренуа, 1918), степень развития луба по отношению к развитию древесины отражает взаимоотношение восходящего и нисходящего токов, взаимосвязь процесса ассимиляции с процессами водного питания и испарения, соотношение надземной продукции и подземного хранилища запасов.

Отсюда как будто бы вытекает необходимость общей программы физиологического и анатомического исследования. Задача ясная, но с точки зрения практического ее проведения в жизнь далеко не простая.

2. Нагромождение пучков — сущность атипичности тау-сагыза. Она обусловлена характером взаимосвязи между числом листьев и площадью поперечного сечения корневой системы. В каких пределах можно увеличить путем культуры диаметр корневой шейки? Каково должно быть выгодное для нас соотношение между листовой массой и диаметром корневой шейки? Вот вопросы, которые должны быть выяснены совместной работой селекционеров и анатомов.

Подходящий материал для этой работы составят растения второго года для изучения внутреннего круга пучков и третьего года для изучения боковых пучков.

Составляя следовательно органическую часть общей производственной работы, анатомическая работа над тау-сагызом дает в то же время ценный материал и явится важным вкладом в теоретически-анатомическое знание, так как изучение тау-сагыза приводит нас к крупнейшим и актуальнейшим проблемам.

1. С помощью тау-сагыза мы с новой стороны подходим к изучению листовых следов—текущей проблеме морфологии, проблеме не новой, ибо она ведет свое начало от Негели (1858), но оживленно дебатируемой на страницах мировой литературы за последние 20 лет на основе филогенетических построений в связи с вопросом о происхождении травянистой растительности (Джеффрей и др.).

Очень значительная и интересная в общем широком масштабе концепция Джеффрея при детальной разработке привела ее автора к установлению спорных доктрин о „консервативных“ органах, о „рецессивных“ признаках, вокруг которых разгорелась полемика (Бейли и др.). Точка зрения Ворсделя (см. выше) характеризует одну из очень многих работ в духе применения этих доктрин к конкретным вопросам.

Работа Александрова (1932) выводит проблему о листовых следах на экспериментальную почву. В тау-сагызе мы имеем перед собой как бы эксперимент, предложенный природой; при помощи уклоняющейся формы мы подходим к изучению форм нормальных.

2. В развитие этой проблемы сегодняшнего дня тау-сагыз выдвигает перед нами проблему дня завтрашнего, *проблему зависимости внутреннего строения растения от его биологии,* указывая на необходимость систематического сопоставления фаз анатомического развития и фаз жизненного цикла.

3. К проблемам ближайшего будущего относится и вопрос *о факторах изменчивости тау-сагыза.*

Реликт, ограниченный в своем распространении горами Кара-тау, тау-сагыз проявляет изменчивость, пластичность и жизнеспособность, не уступающие по своей степени формам новейшим. Начавшееся изучение природного генофонда выявит факторы изменчивости внешней. Изменчивость внутреннего строения связана со степенью его „аномалии“.

Представим себе бóльшее развитие наружного „нормального” круга пучков в ущерб позднейшим образованиям. С недоразвитием внутреннего круга уменьшится масса центральных млечников; с недоразвитием боковых пучков понизится развитие сети радиальных „жилок“ млечной системы. Такие формы есть в природе (тау-таринская), они менее производительны главным образом потому, что млечная масса, отлагаемая наружным кругом на периферию, постоянно отрезается в процессе образования корки. Выходит, что именно „аномалия“ и является главной основой ценных свойств тау-сагыза и ее-то и надобно беречь в работе по созданию новых сортов.

Что же касается жизнеспособности, обнаруживаемой тау-сагызом, то она повидимому связана с двумя анатомическими моментами: активностью его тканей, зависящей от обильного притока к осевым органам пластических веществ, и наличием одной из высших форм диференциации вещества—млечного сока со специфическими свойствами, парализующего опасные последствия деформации тканей путем заполнения возможных трещин и повреждений.

4. Рабочая гипотеза о значении листовых следов как основе „аномалии“ удовлетворительно объясняет строение и развитие тау-сагыза, но этим отнюдь не исчерпывается вся проблема тау-сагыза. *Не меньшее значение имеет вопрос о характере и темпе его вторичного роста в зависимости от многообразных внешних и внутренних факторов.*

Проблема вторичного роста, разумеется, весьма старая проблема, но пути к разрешению ее еще не найдены. Повидимому и здесь решающая роль будет принадлежать эксперименту.

Ставя происхождение атипичной структуры в плоскость изучения конкретных взаимосвязей между живым растением и его внутренним строением, тау-сагыз своим онтогенезом легко побивает другие отправные точки зрения на строение скорцонер.

Его корень—орган „консервативный“ с точки зрении Джеффрея и его учеников, начав свое развитие с „высшей“ по Ворсделю (1919) моноциклической фазы, проходит последовательно через структуры, характерные для разных видов скорцонер и, перешагнув через структуры более „примитивные“, приходит к структуре по существу уродливой. Может ли здесь итти речь о рецессивных признаках и повторении филогенетического развития? Биогенетический закон конечно никем не оспаривается, но конкретное его применение к толкованию сложнейших явлений может быть весьма и весьма спорным, а иногда, как в отношении Ворсделя к скорцонерам, абсолютно неверным.

И затем: можно ли, как это сделали Крюгер и Петер, проводить группировку скорцонер на основании отдельного признака, характеризующего отдельную фазу одного из видов рода? Тау-сагыз говорит сам за себя.

---

Настоящая работа выполнена в анатомической лаборатории Атабаевской опытной станции Казфилиала НИИК и Г.

Выражаю свою благодарность директору станции М. В. Культиасову за его живой интерес к анатомическим исследованиям, что позволило нам согласовать наши данные с данными морфологии и экологии, и проф. А. Н. Строгонову за его ценные указания.

Рисунки и часть препаратов выполнены научной сотрудницей станции Е. А. Барановой.

Казакстан. Атабаево
Ноябрь 1933 г.

### Литература

1. Bayley. The evolutionary history of the foliar ray in the wood of dicotyledones and its phylogenetic signification. Ann. of Bot. 1912. — 2. Bayley and Sinnot. The signilication of ihe foliar ray. Ann. of Bot. 1922. — 3. Bayley. The problem of identifizing of the wood of Cretaceous and later dicotyledones. Ann. of Bot. 1924. — 4. Ben-Hill. 1919. Anatomy of *Lycopodium reflexum*. Bot. Gaz. 1919. — 5. Bugnon. Origine des vaisceaux transverses formant un lacis aux noeuds des Graminées. 1920. — 6. Carano. Sulla particulara struttura della radici tuberizzote di *Thrincia tuberosa*. Ann. die Bot., v. 1. 1904. — 7. Col. Quelques recherches sur l'appareil secreteur des Composées. J. de Bot. T. XIII. 1899. — 8. Col. Les relations des faisceaux médullaires et des faisceaux dits surnumèraires avec les faisceaux normaux. J. de Bot. 1902. — 9. Col. Sur l'appareil secreteur interne des Composées. J. de Bot. 1904. — 10. Col. Recherches syr la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles. Ann. Sc. Nat. S. VIII. 1904. — 11. Dufrenoy. Pine needles, their signification and history. Bot. Gaz. 1918. — 12. Eams. Introduction to plant Anatomy. New York. 1925. — 13. Jost. Zerklüftungen von Rhizomen und Wurzeln. Bot. Zeit. №28. 1890. — 14. Jost. Beziehungen zwischen Blatt und Dickenwachstum. Bot. Zeit. №30—38. 1891. — 15. Jeffrey. The Anatomy of woody plants. 1917. — 16. Jeffrey and Torrey. Physiological and morphological correlations in herbaceous Angiosperms. Bot. Gaz. 1921. — 17 Kruch. I fasci meduliare della *Cichoriaceae*. Ann. di Ist. Bot. di Roma. 1890. — 18. Krüger. Anatomischer Bau des Stengels der *Cichoriaceae*. In. Diss. Göttingen. 1898. — 19. Maige et Gatin. Sur la structure des racines tubereuses du *Thrincia tuberosa*. C. R. Ac. Sc., p. 302. 1902. — 20. Miller. Polyxylic stem of *Cycas media*. Bot. Gaz. 1919. — 21. Peter. Der anatomische Bau des Stengels in der Gattung *Scorzonera*. K. Ges. Wiss. Math-Phys. Kl. H. I Göttingen. 1898. — 22. Pfeiffer. Das abnorme Dickenwachstum. Hdb. der Pflanzenanatomie. Linsbauer. 1926. — 23. Radlkofer. *Sapindaceae*. Engler u. Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien. 1895. — 24. Seward. Fossil plants. Cambridge, v. III. 1910. — 25. Weiss. Das markständige Gefässbündelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. Flora. 1893. — 26. Worsdell. The origine and meaning of medullary rays in stem of Dicotyledones II. *Compositae*. Ann. of Bot. 1919. — 27. Weiss. Anatomie u. Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. Flora, p. 81. 1888. — 28. В. Г. Александров и О. Г. Александрова. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника, как объекте экспериментальной анатомии. Журн. Русск. Бот. Общ. т. 13 в. 3—4, 1929. — 29. Те же. О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Тр. по прикл. бот., ген. и селекц. Сер. III, вып. 2. 1932. (Дополн. см. стр. 494).

---

## O. N. RADKEVICZ

## Materialien zur Mikrographie der Scorzonera tau-saghyz Lipsch. et Bosse. I.

### Zusammenfassung

*Scorzonera tau-saghyz* L. et B., eine Reliktpflanze im Karataugebirge Central-Asiens, ist ein äusserst reich beblättertes lockeres Kissen mit vielen Kaudexen, anatomisch durch höchst atypisches Dickenwachstum der mehrjährigen Organe — Kaudex und Wurzel — gekennzeichnet (Abb. 1, 2, 4, 5, 9.).

Die Struktur der erwachsenen Wildpflanze (Abb. 1, 2, 9) zeichnet sich durch Assymetrie, Deformierung der ursprünglichen Leitbündel und Obliteration der parenchymatischen Gewebe aus. Dieses höchst „abnorme" Verhalten wird aber leicht durch die Entwickelungsgeschichte der jüngeren Kulturpflanzen (bis ins vierte Lebensjahr) erklärt, denn dadurch werden die Beziehungen aufgedeckt, die zwischen innerem Bau der mehrjährigen Axe und den einzelnen Phasen des Lebenscyclus der Pflanze bestehen. Der gesetzmässige Zusammenhang zwischen äusseren Wachstumserscheinungen und innerem Strukturwechsel lässt sich bei dieser merkwürdigen Pflanze Schritt für Schritt verfolgen.

In ihrem ersten Jahre ist *S. tau-saghyz* L. et B. eine Rosettenpflanze, und ihre Wurzelstruktur ganz normal (Abb. 3). Vom zweiten Jahre an steigt aber die Rosettenzahl, es wächst die Anzahl der langen graminaeenartigen Blätter im höchsten Masse, uud es steigt naturgemäss in selben Tempo auch die Anzahl der Blattspuren, die sich im verhältnissmässig engen Raum des Wurzelsystems der Polsterpflanze zusammendrängen und sich erst zu zwei, dann zu mehreren Leitbündelkreisen ordnen (Abb. 4), so dass wir in der mehrjährigen Axe alle Phasen von Monocyclie zu Polycyclie vorfinden können.

Vom Hypokotyl aus, abwärts, in die Wurzel hinein, verpflanzen sich die Blattspuren, in derselben Art und Weise, die Weiss noch Anno 1883 bei fleischigen Wurzeln beobachtet hat (Weiss, 1883).

Das weitere Entfalten des Polsterwuchses bringt aber eine weitere Komplition in den inneren Bau mit: gegen Schluss des dritten Jahres der Kulturpflanze bleiben die neuen Blattspuren in den Markstrahlen in seitlicher Orientierung haften; schliesslich vereinen sich die Cambien der verschiedenen Bündelgenerationen zu kreisförmigen oder elliptischen Figuren, wodurch viele getrennte Centri des Dickenwachstums entstehen, sich also „Polycentrie" bildet (Abb. 5).

Das Eigenartige im Verhalten von *Scorzonera tau-saghyz* besteht eben darin, dass die Cambien aller auf einander folgenden Bündelgenerationen nicht einander ersetzen, wie es oft bei anderen Arten mit atypischem Dickenwachstum der Fall ist (Pfeiffer, 1926, Eams, 1925), sondern alle Jahr für Jahr in ihrer bildenden Tätigkeit fortfahren, was bei der verschiedenen Orientierung der Leitbündel die Obliteration der parenchymatischen Gewebe zur Folge hat und schliesslich auch die Bündel selbst aus ihrer radiären Lage verdrängt (Abb. 9).

Im Lichte ontogenetischer Studien lässt sich das atypische Wachstum dieser *Compositae* gesetzmässig begründen. „Von Discordanz zwischen anatomischer und morphologischer Ausbildung," die Peter (1898) in der Gattung *Scorzonera* bemerkt haben will, kann hier keine Rede sein, denn die Zahl der Bündelkreise, die Peter (1898) und Krüger (1898) ihrer Einteilung der *Scorzonera*-Arten zu Grunde gelegt haben, ist kein festes Kriterium für die systematische Stellung der Art (siehe auch Kruch, 1890). Wenn auch im einjährigen Stengel der *Scorzonera*-Arten, den Peter und Krüger untersucht haben, die Anordnung der Bündel manchmal konstant sein kann, dies aber nach Kruch (1890) und Worsdell (1919) auch nicht immer, wächst die Zahl der Bündelkreise in der mehrjährigen Axe im gleichen Schritt mit der morphologischen Ausbildung der Pflanze. In der Anordnung der Leitbündel sind die Phasen der individuellen morphologischen Entwicklung der Pflanze fixiert.

Den phylogenetischen Auseinandersetzungen von Worsdell (1919), der in der Polycyclie der *Compositae* ein primitives Artenmerkmal und in deren Monocyclie eine höhere Entwickelungsstufe zu sehen glaubt, können wir ebenfalls nicht beistimmen, weil *Scorzonera tau-saghyz* in ihrem Lebenslauf den Weg von Monocyclie zur Polycyclie, (also phylogenetisch umgekehrt?) durchmacht.

Vielmehr hat sich aber die Auffassung von Weiss (1883), die er sehr im Gegensatz zu den herrschenden Theorien seiner Zeit (wie er es selbst zugibt) entwickelt hat, für sehr richtig erwiesen. Der Entwickelungsgang von *Scorzonera tau-saghyz* bringt uns eine tatkräftige Unterstützung der Ansicht von Weiss, daß das markständige Bündelsystem im Stengel und in der fleischigen Wurzel die Fortsetzung der Blattspuren bildet. Es liegt in unserem Falle dieselbe Gesetzmässigkeit vor; nur das *Scorzonera tau-saghyz*, die in steinigem Boden eingeklemmte Bergpflanze, die ausnahmend stark belaubte Polsterpflanze, eine sehr viel weitere Entwicklungsstufe desselben Prinzips erweist.

Dem Problem der Blattspurenentwickelung ist mit *Scorzonera tau-saghyz* ein lehrreiches Objekt gegeben.

### Литература (дополнение)

1. Александрова О. Г. Об архитектуре ксилемы подсемядольного колена и корней подсолнечника. Журн. Русск. Бот. Общ. 12, № 3, 1927. — 2. Культиасов Н. В. Итоги трехлетних работ по селекции тау-сагыза. 1933 (рукопись).— 3. Культиасов М. В. Тау-сагыз. Монография. (Рукопись). — 4. Кузнецова и Раевская. К вопросу об анатомическом определении возраста тау-сагыза. Перв. сборн. по каучуконос. ВНИИК и Г, Вып. 5, 1932. — 5. Радкевич О. Материалы по анатомии псаммофитов. Ч. III. Ташкент 1933. — 6. Радкевич О. Н. Соотношение мягких и твердых тканей у гелиофитов Ср. Азии. Изв. Главн. Бот. Сада, 1928. — 7. Соловьев. К вопросу о коррелятивной связи между количественно-анатомическими признаками листа и каучуконосностью корня тау-сагыза. 1934 (рукопись).

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 5
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 5

## В. Л. КОМАРОВ

# Тополя СССР

## V. L. Komarov, Popularum USSR incolarum revisio

С 6 рисунками

(Получено 10/VII 1934)

К ботаническому роду *Populus* или тополь относятся пять основных древесных пород нашей флоры: 1) настоящий или бальзамический тополь, 2) осокорь, 3) серебристый тополь, 4) осина, 5) туранга. При поверхностном подходе к ним это как-будто пять видов, резко отличающихся один от другого, при более точном ботаническом анализе оказывается однако, что каждый из них обнимает целую группу близких видов, с отличительными признаками и различными хозяйственными свойствами. Так в вопросах озеленения наших городов мы не можем не отличать осокоря от пирамидального тополя, весьма к нему близкого.

Прежде чем перейти к анализу этих пяти видовых групп, напомним следующее:

Тополя — очень древний род. Они появляются на земле уже с периода первого расцвета покрытосемянных и притом одновременно во многих странах. А. Н. Криштафович в курсе палеоботаники (Ленинград, 1933, стр. 183), говорит, что „Роды *Populus* и *Salix* (тополя и ивы) принадлежат к древнейшим родам покрытосемянных растений. *Populus* известен из нижнего мела Гренландии, чаще встречается с верхнего мела и широко распространен в третичных отложениях. Предполагается, что он возник в высоких широтах и распространился к югу. *P. arctica* типичен для самых верхов мела Арктики, и также для Сахалина, переходит в виде близких групп в третичный период, откуда из Арктики известен *P. Zaddachii*, а из Европы кроме того *P. latior* и др.“ Но этого мало: уже в миоцене Европы легко различить бальзамический тополь от туранги, а в плиоцене — осину от осокоря.

Таким образом не только род тополя в целом, но и его основные подразделения насчитывают уже миллионы лет существования и занимали когда-то видное место в окружении человека при самом возникновении последнего. Посмотрим, каково было и каковым является теперь видовое разнообразие тополей и каково их географическое распространение.

Шимпер (W. Pr. Schimper, Traité de paléontologie végétale, II, 1870—1879, p. 679—705) указывает 61 вид ископаемых тополей, 12 осокорей, 6 осин, 3 серебристых тополя, 10 бальзамических, 11 из группы туранга (секция „Coriaceae“ Schimper) и 20 сомнительных, т. е. таких, за принадлежность которых к роду *Populus* автор не ручается. Через 20 лет К. Циттель (K. Zittel) в своем „Handbuch der Paleontologie“ (Leipzig, 1890, II Abteilung), приводит как наиболее характерные 24 вида тополей. Древнейшие из них соответствуют наиболее молодым отложениям меловой эпохи. *P. primigenia* Saporta из нижнего эоцена является, по Циттелю, самим древним из третичных представителей рода *Populus*, причем он очень близок к современному алтайскому *P. laurifolia* Ldb., для миоцена уже ясно обособлены все 5 видовых групп, причем географическое распространение их более или менее соответствует современному ареалу рода, захватывая также и Гренландию, где ныне деревьев вообще нет.

В настоящее время все тополя сосредоточены в северном полушарии, причем северная их граница совпадает с северной границей деревьев, а южная захватывает северную Африку, Персию, Гималаи, горы южного Китая, Калифорнию, Новую Мексику и Флориду. Шнейдер (С. K. Schneider) в труде своем „Handbuch d. Laubholzkunde" (I. Jena 1904, стр. 2—23) приводит всего 23 вида, в том числе 1 турангу, 6 осокорей, 10 бальзамических тополей, 2 серебристых и 4 осины. Кроме того у Шнейдера приведено несколько разновидностей и ряд гибридов. Позднее тот же Шнейдер в обработке дендрологических коллекций китайской флоры (Sargent. Plantae Wilsonianae, v. III, part. 1, 1916, стр. 16—39) дает 2 туранги, 2 осокоря, 6 бальзамических тополей, 2 серебристых и 4 осины. Кроме того в своих работах Шнейдер приводит еще и не имеющую русского названия секцию „Leucoides" Spach с тремя видами. Всего 21 вид исключительно для Азии.

В американских флорах мы находим описание 18 тополей, причем все они принадлежат только Америке, 4 вида осин, один вид из группы *Leucoides* Spach, 7 бальзамических тополей и 6 осокорей.

В последней по времени сводке, принадлежащей перу Редера (A. Rehder, Manual of cultivated trees und shrubs hardy in North America, New Vork,1927, pp. 83—93), приводится около 40 видов тополя: 3 серебристых, 7 осин, 4 из группы *Leucoides*, 19 бальзамических, 8 осокорей и 2 туранги, все это не считая гибридов. У Редера пропущены 2 гималайских вида и некоторые китайские, что позволяет определить общее число тополей в 50.

Географически тополя приурочены преимущественно к горным странам, расположенным между 30 и 50° с. ш., причем некоторые из них далеко распространяются на север. В противоположность ивам тополя не идут далеко на юг и вовсе не проникают в тропики. Серебристые тополя и туранги свойственны главным образом области Средиземья, включая и Северную Африку, Передней и Средней Азии, причем они проникают и в Центральную Азию. Центр развития этих групп несомненно лежит на западе. Бальзамические тополя свойственны Северной Америке и Восточной Азии, тогда как осокори преобладают в Северной Америке, в Средиземье и в Средней Азии. Осины свойственны равномерно Европе, Азии и Америке, тогда как группа *Leucoides* объединяет Восточную Азию с восточными штатами Северной Америки.

Зная все это, я предполагал, что и на пространстве СССР распределение тополей должно быть правильно, в хорошо отличимых одна от другой формах. Две туранги, осокорь и его пирамидальная форма, серебристый тополь, осина и, наконец, настоящий тополь в Восточной Сибири, всего 7 видов. В наших гербариях тополь с берегов р. Анадыря и тополь с берегов р. Зеравшана обозначались одинаково как *P. suaveolens* Fisch. Допускались также гибриды между серебристым тополем и осиной и между серебристым тополем и осокорем, что прибавляет к счету таксономических единиц еще две.

Поправку в это простое решение вопроса вносит работа Дода (L. A. Dode, „Extraits d'une Monographie inédite du Genre *Populus*", Paris 1905, Extraits des Mémoires de la Société d'histoire Naturelle d'Autun, t. XVII), — работа новаторская и пожалуй поверхностная. По крайней мере сам автор говорит, что ему конечно поставят в упрек отсутствие синонимии, отсутствие подробных описаний и латинских диагнозов для видов вновь предлагаемых. Прибавим к этому, что и указания на родину изучаемых Додом видов также крайне скудны. Все дело в том, что в то время как другие авторы исходили из общего гербарного материала плюс наблюдения в природе, Дод руководствовался изучением живого культурного материала и исходил из стойкости культурных форм. Так как тополя в культуре размножаются преимущественно черенками и корневыми отпрысками, которые выростая слепо передают особенности той особи, от которой они были отделены в молодости, то ясно, что стойко передаются по наследству не только мутации, но и менделянты и даже флуктуации. Ясно также, что в руках Дода число тополей сразу возросло до 110, т. е. вдвое больше против принятой выше цифры, причем китайские и американские тополя были ему известны не все.

Зато Дод ценен тем, что он провел в этом разнообразии форм строгую и последовательную систему и обратил внимание на многие особенности, остававшиеся до сих пор в тени.

Ознакомление с системой Дода заставило меня тщательно пересмотреть вторично материал нашего гербария и переоценить его данные. Уже туранги, переработанные по Доду, показали, что по его указаниям легко отличить турангу с Теджена и Мургаба, с голыми завязями, от туранги с Сыр-Дарьи с завязями бархатисто опушенными. Всякая постоянно повторяющаяся закономерность очень ценна и указывает на тот или другой природный процесс. Следовательно пришлось указания Дода принять.

Далее начались однако большие затруднения. Тополя поддаются точному учету, точному диагносцированию только в том случае, если они собраны с завязями или с молодыми плодами. Зрелые сережки уже менее показательны. Громадное большинство наших гербарных экземпляров с летними или осенними стадиями совершенно лишено органов плодоношения. Определяй их по листьям! А листья у тополей на одном и том же дереве неузнаваемо различны. Крупные мягкие листья прикорневых побегов (долихобласты или ауксибласты Дода), жесткие и более мелкие листья коротких зрелых, способных плодоносить ветвей (брахибласты Гартига — Hartig, 1851), и различные переходные между ними формы на молодых ветвях в самой кроне часто настолько различны, что признать их принадлежность к одному и тому же виду можно только предположительно, даже если они были взяты с одного и того же дерева. Кроме того тополя дают световые и теневые листья, а также листья, измененные вредителями; словом, листья тополей крайне разнообразны и непостоянны, и по бесплодным побегам работать трудно. Хоть бы собиратели снабжали иногда свои сборы записками, с указанием, чего ради собран данный образец и каково его биологическое значение!

Много помогает разумеется принцип географической сепарации близких видов, которые, как иногда выражаются, исключают друг друга. То есть, если принять за правило, что на одной и той же территории, в пределах одного ареала живет только один вид из каждой группы, причем он варирует в зависимости от возраста, экологических условий и случайных повреждений, а также в случае гибридизации, то можно привести и наши тополя, тополя СССР, в какую-то более или менее стройную систему.

Перехожу к обзору видов по географическим подразделениям.

## 1. Европейская часть Союза

В северной части растет только осина *P. tremula* L. Осина — дерево опушек и водораздельных кряжей. Основная порода северных лесов, хотя и растет чистыми насаждениями только на вырубах. Несколько южнее в поймах рек появляется осокорь *P. nigra* L., который имеет естественную тенденцию к расширению своего ареала. Однако коренная его область, как и коренная область серебристого тополя *P. alba* L., это речные долины, не находившиеся под ледником. Кроме того культура ввела в наши пределы еще пирамидальные тополя *P. pyramidalis* Roz. и *P. pannonica* Kit., гибриды осокоря с бальзамическими тополями, а также различные гибриды серебристого тополя. На улицах городов и в садах разводятся и некоторые виды бальзамических тополей, как американских, так и сибирских. Ничего нового в этой области устанавливать не пришлось.

## 2. Кавказ

На Кавказе, по сводке Гроссгейма (Флора Кавказа, т. II, 1930, стр. 2), указывается всего 6 видов. Одна туранга́ *P. euphratica* Oliv., осина, осокорь, серебристый тополь и близкие к нему *P. hybrida* MB. и *P. Bachofeni* Wierzb. По Доду серебристый тополь должен быть на Кавказе представлен тремя видами: *P. nivea* W. с трех-пятилопастными листьями побегов, *P. Morisetiana* Dode с пяти-семилопастными листьями побегов, наконец, *P. alba*, листья побегов которого имеют всего две небольших лопасти у нижних углов пластинки. Не считая *P. hybrida* и *P. Bachofenii*, материал по тополям Кавказа недостаточен даже для проверки видов, предложенных Додом, который как-будто предлагает для одной лишь Западной Азии 5 осин. Нового для Кавказа, по имеющимся материалам, ничего не замечается.

## 3. Средняя Азия

Для этой обширной страны пришлось принять 4 вида ту́ранги, 4 осокоря, 4 бальзамических тополя и 5 серебристых, всего 18. Кроме того на Востоке в горах Казакстана есть и осина.

Две туранги, *P. pruinosa* Schrenk с цельнокрайными низовыми листьями и *P. euphratica* с зубчатыми низовыми листьями, издавна приводились для Средней Азии. Дод показал однако вполне справедливо, что в пределах большей части арало-каспийской низменности растет *P. diversifolia* с бархатистыми завязями и коробочками, сидящими на очень коротких ножках, на юге ее заменяет *P. ariana* Dode с голыми завязями, а на востоке по р. Или у границ Кульджи *P. Litwinowiana* Dode с пушистыми завязями, но с более широкими зелеными листьями.

*P. pruinosa* Schrenk по Доду распадается также на 2 вида, так как на юге Туркменистана, вблизи персидской границы, часть его особей приобретает в нижней части листа пильчатые края, кроме того опушение его более развито. Такие особи Дод назвал *P. glaucicomans* Dode, но мне кажется, что это скорее гибрид *P. pruinosa* ×*P. ariana*, так как деревцо это не имеет определенного ареала, а встречается более или менее там же, где и оба предполагаемые его родителя, форма же листьев по Доду у него как бы средняя между ними.

В группе серебристых тополей Дод предлагает выделить для берегов Аму-Дарьи *P. Paletzkiana* Dode, очень мало отличающуюся от широкораспространенной *P. nivea* W., *P. Morisetiana* Dode с пяти-семи-лопастными листьями побегов, *P. Bolleana* Lauche, часто имеющую пирамидальную крону и *P. Bachofenii* Reichenb. Серебристые тополя растут дико по берегам рек и широко культивируются в садах. Для Средней Азии особенно характерным является *P. Bolleana* с его широкими часто округлыми плотными листьями.

Осина растет в Тарбагатае, в Джунгарском Алатау и в Тянь-Шане. По наличному материалу пока нельзя указать, чем она отличается от европейской.

Среди осокорей мы наблюдаем в Средней Азии едва ли не максимальное для этой группы разнообразие форм. Возможно даже, что горные районы этой страны являются центром эндемизма для осокорей современного геологического периода, с той только оговоркой, что Припамирские страны, выходящие за пределы СССР, должны быть отнесены сюда же.

Во всяком случае осокори, дающие в других странах довольно выдержанный тип, здесь становятся очень разнообразными: то это касается формы листьев, то их плотности и кожистости, то жестко-волосистого опушения осей сережек, то еще чего-либо.

Самым интересным, наиболее полезным здесь осокорем является дерево с пирамидальной кроной, растущее у реки или разводимое по кишлакам и называемое местным населением „мирза-теряк“. Дод в своей монографии назвал его *Populus kanjilaliana* Dode, описав это дерево по материалу путешественника Capus, объехавшего в 1881 г. северную окраину теперешнего Таджикистана. Экземпляры эти с берегов левых притоков Зеравшана, с рек Ягноба и Вору, хранящиеся в гербарии Парижского музея естественной истории, не оставляют никакого сомнения в том, что они срезаны с дерева „мирза-теряк“. Это прекрасное дерево, дающее прямые крепкие стволы, в возрасте уже 15—20 лет, является великолепным строительным материалом. Между прочим оно незаменимо при постройке горных мостов.

Алайские хребты разделяют далее осокори на расу, лишенную опушения, и на расу, несущую его на сережках. Лишенную опушения форму ферганской долины или вернее горных долин левых притоков среднего течения р. Сыр-Дарьи я называю узбекистанским осокорем *Populus usbekistanica* Kom., а осокорь с густыми торчащими волосками на осях плодущих сережек—таджикистанским *Populus tadshikistanica*; западнее собран был на р. Вору осокорь, свойственный берегам стремнин и порогов с мелкими сравнительно и сильно кожистыми листьями *Populus cataracti* Kom.

Пирамидальный осокорь, *P. kanjilaliana* Dode, растет повидимому и далее на юг до-югозападных окраин Афганистана, проникая и в долину р. Инда. Здесь-то и следует искать родину пирамидальных тополей, так как итальянский тополь южной Европы несомненно происходит с востока. Возможно, что его продвижению на запад дал толчок известный поход Александра Македонского в 326 г. до начала нашей эры, когда жители южной Европы впервые познакомились с такими важнейшими культурами, как рис и хлопок. Если культура риса сравнительно быстро проникла в долину р. По, то почему бы и пирамидальному тополю Ломбардии не проделать того же путешествия? В настоящее время продолжительная культура в различных климатических условиях и вегетативное размножение, как известно, закрепляющее результаты проявлявшейся ранее изменчивости, дали Доду возможность различить два комплекса форм — *P. italica* и *P. kanjilaliana*.

Беднее представлены в Средней Азии настоящие или бальзамические тополя. Несмотря на многочисленные литературные указания, и *Populus balsamifera* и *P. suaveolens* должны быть совершенно изъяты из списков. С востока в системы Тарбагатая, Заилийского Алатау и восточных отрогов Тянь-Шаня проникает алтайский лавролистный тополь *P. laurifolia* Ldb. с сильно крылатыми прикорневыми побегами и узкими листьями. Однако уже Шренк заметил, что в Казакстане растет более крупноплодная форма (*P. suaveolens* var *macrocarpa* Schrenk), новый же материал позволяет выделить на основании этого и других признаков новый крупноплодный тополь *P. densa* Kom., распространенный до берегов оз. Искандер-куль.

Настоящие тополя, растущие в горных долинах восточной части Таджикистана, пока еще плохо представлены в наших коллекциях, и их хотя может быть и следовало бы выделить в особый вид, но невозможность точно указать, чем они отличаются, заставляет пока говорить лишь о проникании в эту область каких-то форм *Populus laurifolia* Ldb. без более точных указаний. Обособленным оказался только собранный С. И. Коржинским в Шугнане памирский тополь, *P. pamirica* Kom., высокогорный заместитель лавролистного.

В общем горные долины Средней Азии заселены осокорем, тополь же встречается редко и сравнительно чужд этой обширной стране.

## 4. Сибирь и Дальний Восток

Берега рек Западной Сибири от Приуралья до Оби богаты группами обыкновенного осокоря *Populus nigra* L. и серебристого тополя *P. alba* L. Дод отличает однако серебристый тополь Алтая от европейского под названием *P. triloba* Dode; ареал этого мало отличающегося „вида“ захватывает северо-восток Индии, Восточный Туркестан (пров. Син-цзян) и Джунгарию. Серебристый тополь не достигает долины Енисея, так же как и осокорь, и восточнее этой великой реки мы встречаем только вездесущую на севере осину да группу бальзамических тополей, дающую к востоку от Байкала значительное расчленение. Алтайский лавролистный тополь распространен почти до Иркутска (может быть только в культуре), за которым он сменяется душистым сибирским тополем *P. suaveolens* Fischer, описанным по материалу из Прибайкалья.

Долгое время считалось, что этот сибирский душистый тополь — единственный для всего тополевого населения Восточной Сибири и Дальнего Востока. Указания Шнейдера на нахождение по берегам Амура *P. Simonii* Carr. оказались неверными, так как Шнейдер отнес к этому китайскому виду молодые прикорневые побеги того же *P. suaveolens* Fisch., несколько на него похожие. Однако последнее время в литературе появились описания новых видов *P. Maximoviczii* A. Henry (1913) и *P. koreana* Rehder (1927), которые неопределенно указываются и для нашей территории, заставляя пересмотреть вопрос о тождестве дальневосточных тополей.

Какие признаки можем мы положить в основу этого пересмотра и совпадают ли эти признаки с какой-либо определенной территорией?

Более широкие или более узкие листья, их большая или меньшая кожистость, опушение, длина сережек, величина и расставленность плодиков, и наконец, опушение осей сережек. Можно еще принимать во внимание окраску листьев, зубчатость листового края и форму почек, подготовляющихся к зимовке (осенью).

Следует ли считать волосистость сережек за серьезный признак, не является ли она непостоянным временным явлением?

Недавно американский дендролог А. Редер описал из юга-западной части Монголии, с галечников горных долин, новый вид тополя *P. pilosa* A. Rehd[1]. Вид этот отличается от соседнего с ним *P. laurifolia* Ldb. слабо волосистыми с нижней стороны листьями и сильно опушенными сережками. Хорошо опушены и завязи. В данном случае опушение является решающим признаком для установления нового вида. Почему ему не быть столь же решающим, когда дело касается байкальских и амурских тополей?

Основным тополем северо-восточной Азии является *P. suaveolens* Fisch., почти совершенно лишенный опушения. Он распространен почти на всем протяжении Якутской ССР, по Прибайкалью и Забайкалью и долго указывался, как широко распространенный от Камчатки и Анадыря до Кореи и юга Маньчжурии. Японский ботаник Т. Накай (T. Nakai) в своей замечательной лесной флоре Кореи (Flora silvatica Koreana, XVIII, 1930) уже совершенно не упоминает *P. suaveolens*, а признает для Кореи два совместно растущих вида: широколистный *P. Maximoviczii* A. Henry и узколистный *P. koreana* Rehder, оба с гладкими коробочками и гладкими осями сережек. Оба переходят и в Уссурийский край. Однако видовое разнообразие тополей в пределах Далькрая этим не ограничивается. Тополь с волосистыми осями при гладких завязях собран экспедицией В. Н. Сукачева на Байкале у дер. Сосновки. Молодые ветви и листья его сильно опушены. Его следует отделить от *P. suaveolens*; думаю, что всего удобнее назвать его *P. baicalensis* Kom. Тополь, у которого не только оси сережек, но и коробочки густо опушены, собран был на Амуре еще К. И. Максимовичем близ устья р. Пихца (ниже Хабаровска), его я также считаю типом особого вида *P. amurensis* Kom.

Наконец в устье р. Уссури на песчаных гривах, принимающих местами характер заросших дюн, я нашел в 1931 г. и повторно, на другом острове, в 1933 г. своеобразный тополь с сильно опушенными осями сережек и листовыми черешками, а кроме того с листьями своеобразно округленными и более плотными, чем у какого-либо другого из наших тополей. Его я выделяю под именем уссурийского тополя *P. ussuriensis* Kom.

Тополь, растущий на Камчатке, отличается также более округлыми листьями, чем типичный материковый *P. suaveolens* Fisch., и некоторые японские авторы относят его к *P. Maximoviczii* A. Henry. Согласиться с ними трудно потому, что камчатский тополь сильно отличается от корейского, и один из них во всяком случае не *P. Maximoviczii* A. Henry. И сахалинский и камчатский *P. suaveolens* характеризуются сравнительно тонкими листьями, отличия их от якутского тополя незначительны, и я пока оставляю их под тем же названием.

Осина Дальнего Востока мало отличается от европейской; попытки отыскать там северо-китайскую *P. Davidiana* Dode, листья которой отличаются от листьев нашей осины иной зубчатостью края, пока безуспешны, несмотря на указания **Шнейдера**; на южном Сахалине показана японская сильно опушенная осина *P. Sieboldii* Miquel., но на северном ее нет.

---

[1] A. Rehder. A new poplar (*Populus pilosa*) from the Eastern Altai mountains in American Museum Novitates N 292, 1927. 30 Nov.

Таким образом во всей Восточной части Сибири от р. Енисея и вплоть до Тихого океана представлены только две группы, именно настоящие тополя и осины. Тополя, однородные в континентальной части этой огромной территории, варьируют на ее восточной окраине, причем максимум разнообразия приходится на долину Амура в ее южной части и на Уссурийский край. Здесь и наиболее благоприятные для растительной жизни условия и больше сохранилось реликтов третичного леса. Решить, что собой представляют амурско-уссурийские тополя: текущий процесс видообразования с расщеплением на местные виды, или след прошлого, замирает ли этот процесс или разрастается—сказать пока трудно.

Ранее мы видели, что центром разнообразия осокорей является Средняя Азия, горные долины которой дают место для процесса обособления в условиях изоляции представителям этой группы. Серебристые тополя диференцируются на гораздо более обширном пространстве от Енисея до Черного моря, причем отличия молодых рас у них слабее и непостояннее, чем у осокорей. Можно думать, что процесс обособления у них новее, чем у осокорей.

И осокори, и серебристые тополя распространились главным образом на запад от гималайско-памирского узла; на восток от него они хотя и идут, но в значительно меньшем богатстве форм, и к р. Енисею совершенно исчезают. Южнее они доходят до Северного Китая, но в других формах, распространены спорадически и мало обильны.

Наоборот настоящие тополя от Искандер-куля и других близких к последнему мест расширяют и уплотняют свои поселения лишь в восточном направлении, достигая максимального разнообразия на Амуре. На Енисее, этом рубеже восточных и западных флор, мы в данном случае находим еще чисто западный состав тополевого населения, так как на его берегах встречены только осина, осокорь и лавролистный тополь. На берегах Вилюя, как и вблизи Байкала, осине сопутствует только *P. suaveolens* Fisch., тогда как в Северно-Уссурийском крае мы находим новый очаг видообразования для настоящих тополей, при полном отсутствии представителей групп осокоря и серебристого тополя.

На север всех далее продвигается в настоящее время *P. suaveolens* Fisch., так как он найден на всем протяжении Якутии севернее 70°.

В общем вся эта картина географического распространения и варьирования тополей показывает, как на фоне исторического прошлого современные условия вызывают угасание или возрождение той или другой видовой группы. Чем лучше условия, тем благоприятнее почва для видовой изменчивости. На южной границе СССР там, где всего теплее, хотя бы в летние месяцы, мы находим и максимальное разнообразие основных типов, однообразных и монотонных на севере.

Все 26 видов рода *Populus* L., которые констатированы на территории СССР, годны для озеленения наших городов и поселков. Быстрота роста, легкость разведения черенками, выносливость к внешним факторам и к искусственному оформлению кроны—все это делает их наиболее популярными из декоративных деревьев. Имеет ли при этом значение и то разнообразие форм, которое установлено

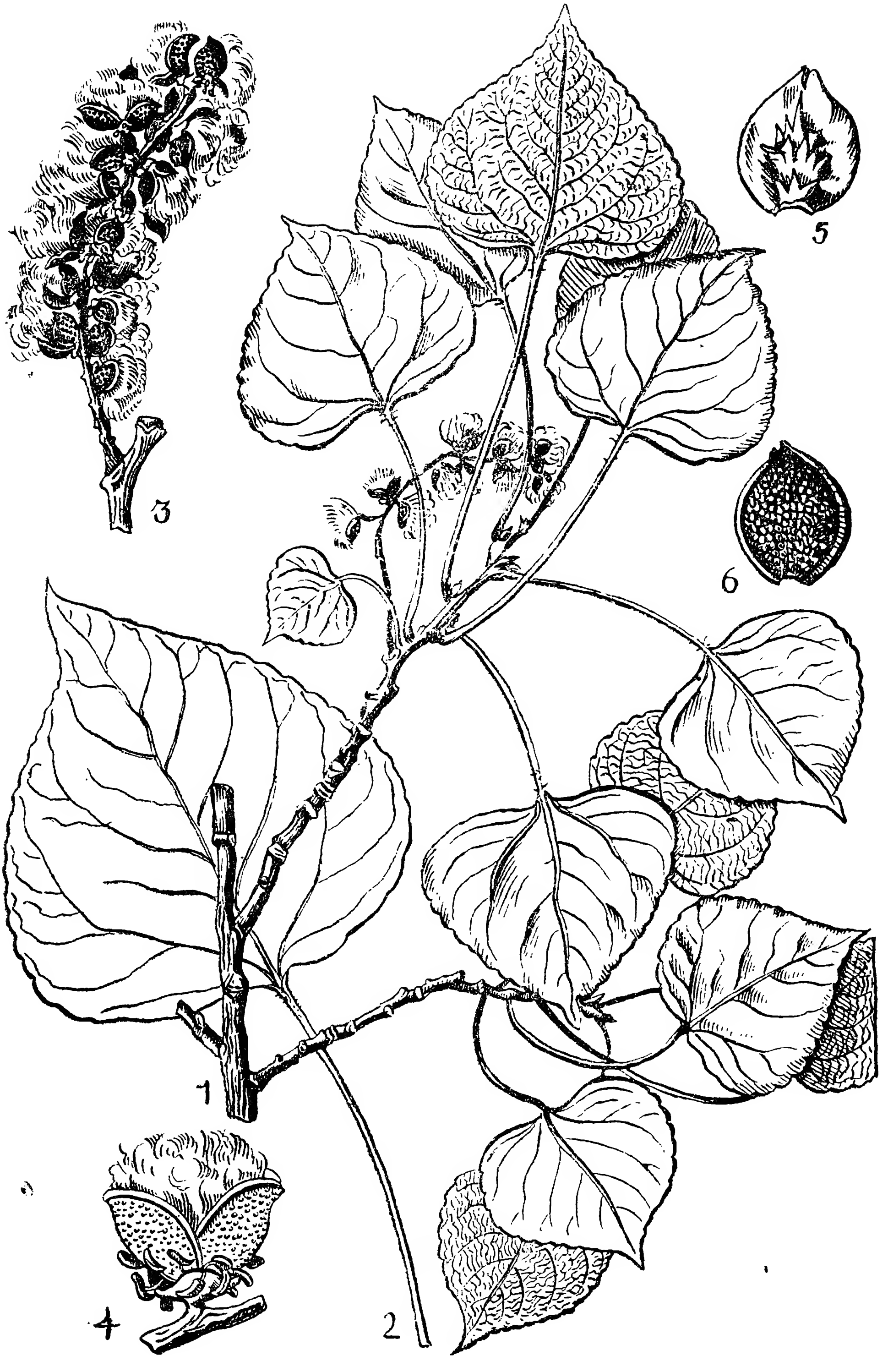


Рис. 1. *Populus usbekistanica* sp. n. 1—общий вид, 2—лист (в нат. вел.). 3 - сережка (в нат. вел.), 4—плод (ув. в 3 раза), 5 и 6—створки плода (ув. в 1 р.).

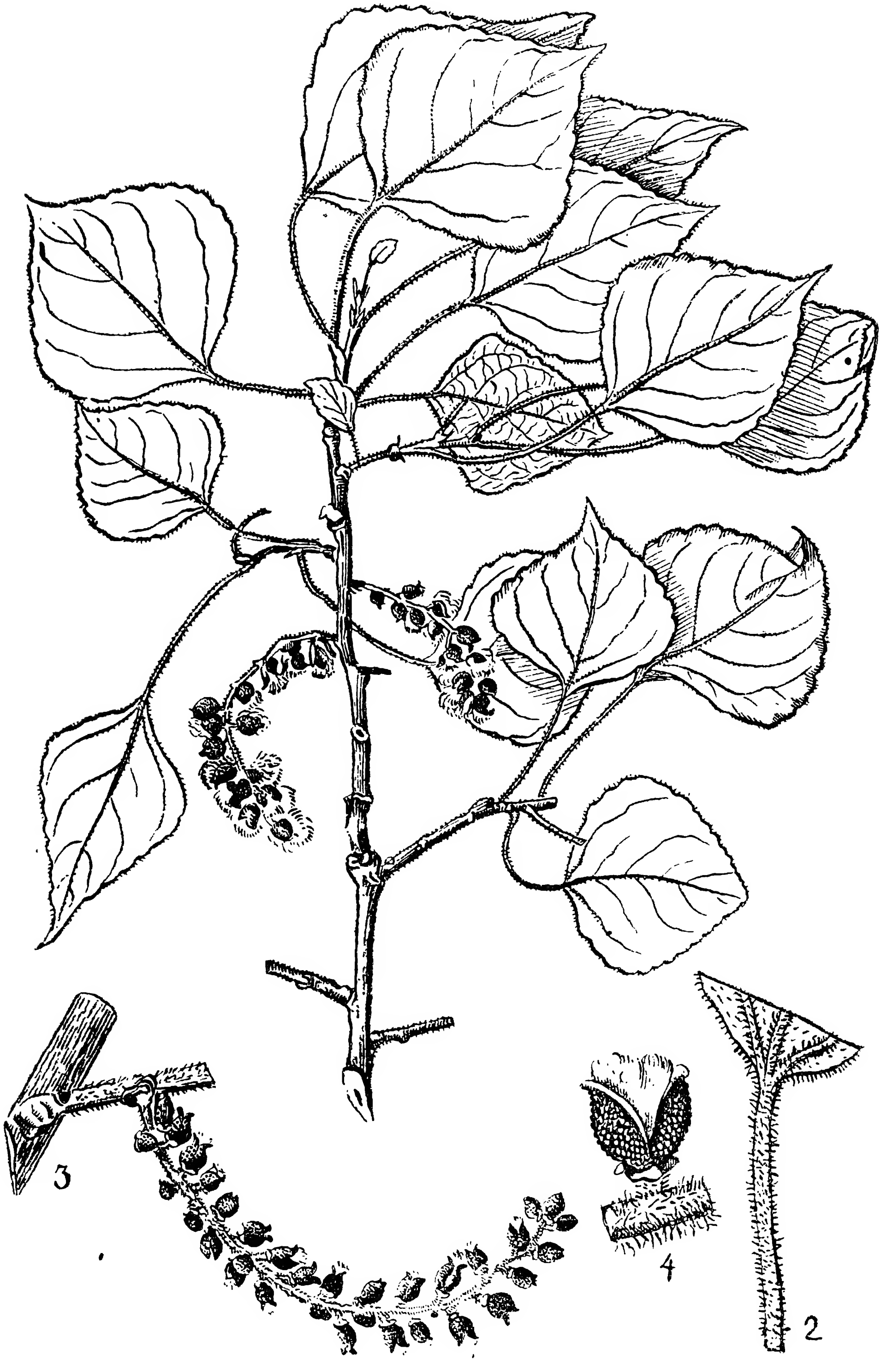


Рис. 2. *Populus tadshikistanica* sp. n. 1 — общ. вид, 2—черенок с основанием листа (увелич. в 4 р.), 3—сережка (в нат. вел.), 4—плод (ув. в 3 р.).

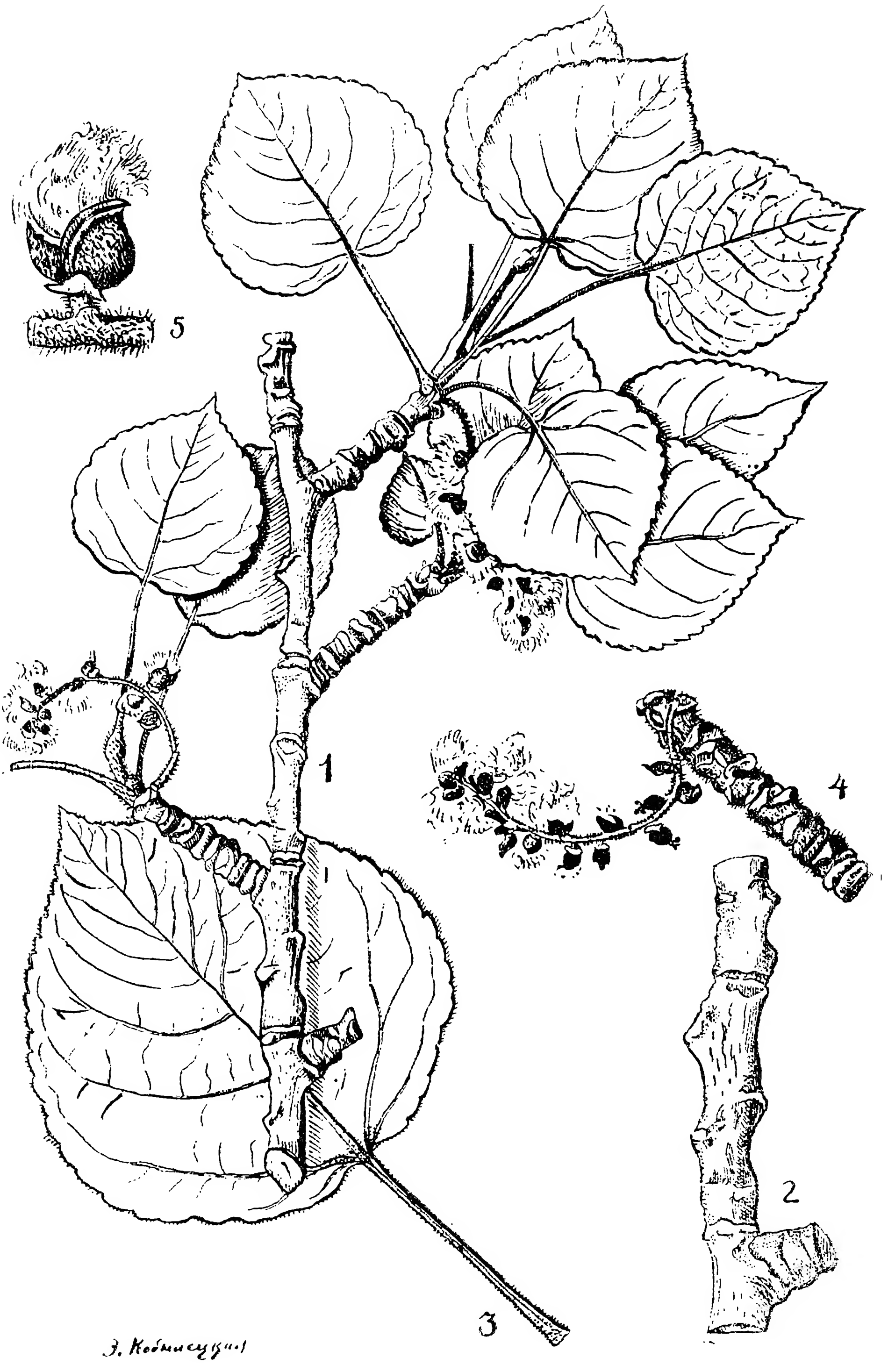


Рис. 3. *Populus pamirica* sp. n. 1—общий вид (½ нат. вел.), 2—веточка (в нат. вел.); 3—лист (нат. вел.), 4—сережка (нат. вел.), 5—плод, (увел. в 3 р.).

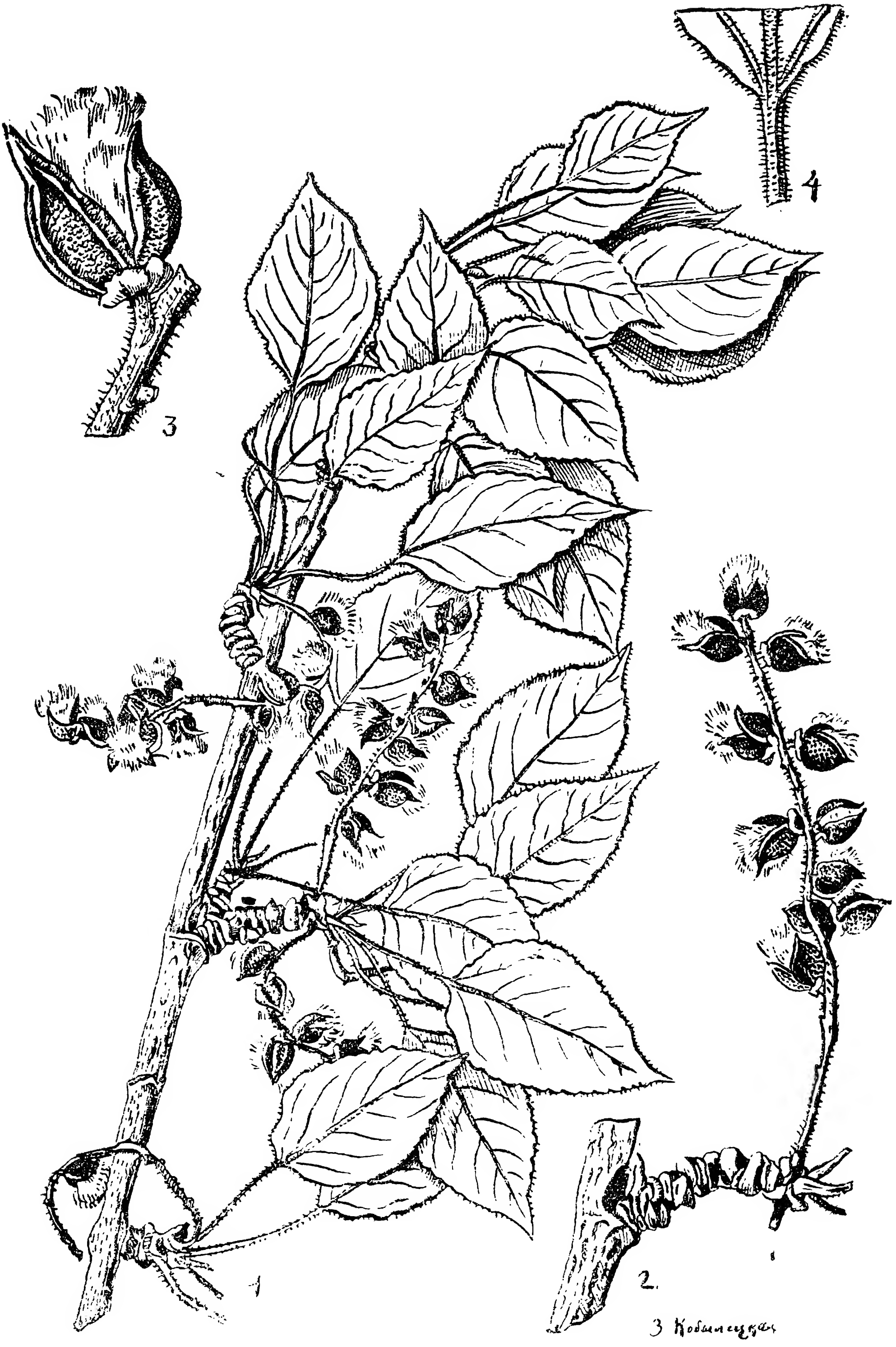


Рис. 4. *Populus densa* sp. n. 1 — общий вид (½ нат. вел.), 2 — сережка (нат. вел.), 3—плод (ув. в 3 р.), 4—черенок с основанием листа.

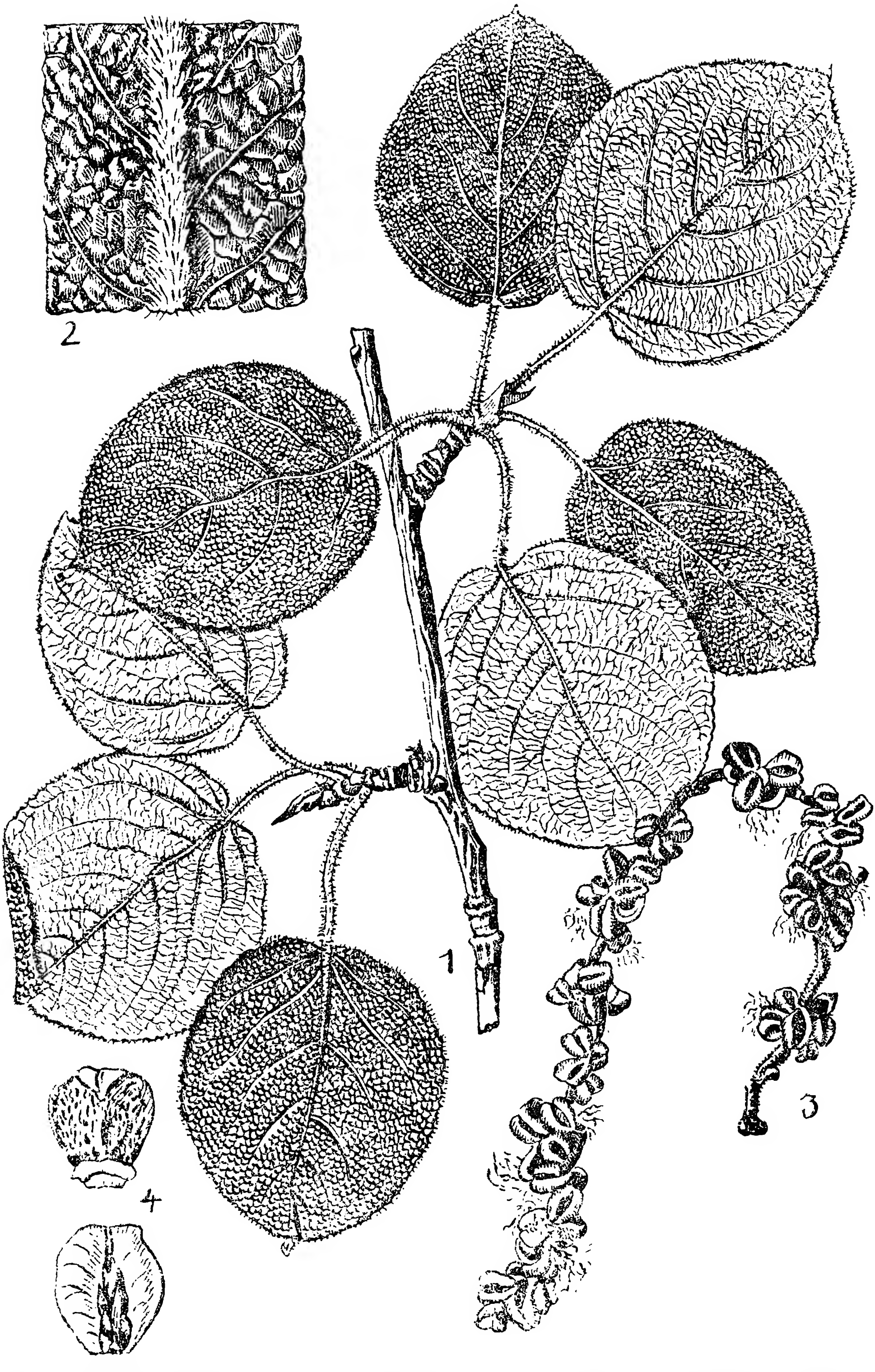


Рис. 5. *Populus ussuriensis* sp. n. 1—общий вид (½ нат. вел.), 2—часть листа (ув. в 4 р.). 3—сережка (в нат. вел.), 4—створка плода (ув. в 3 р.).

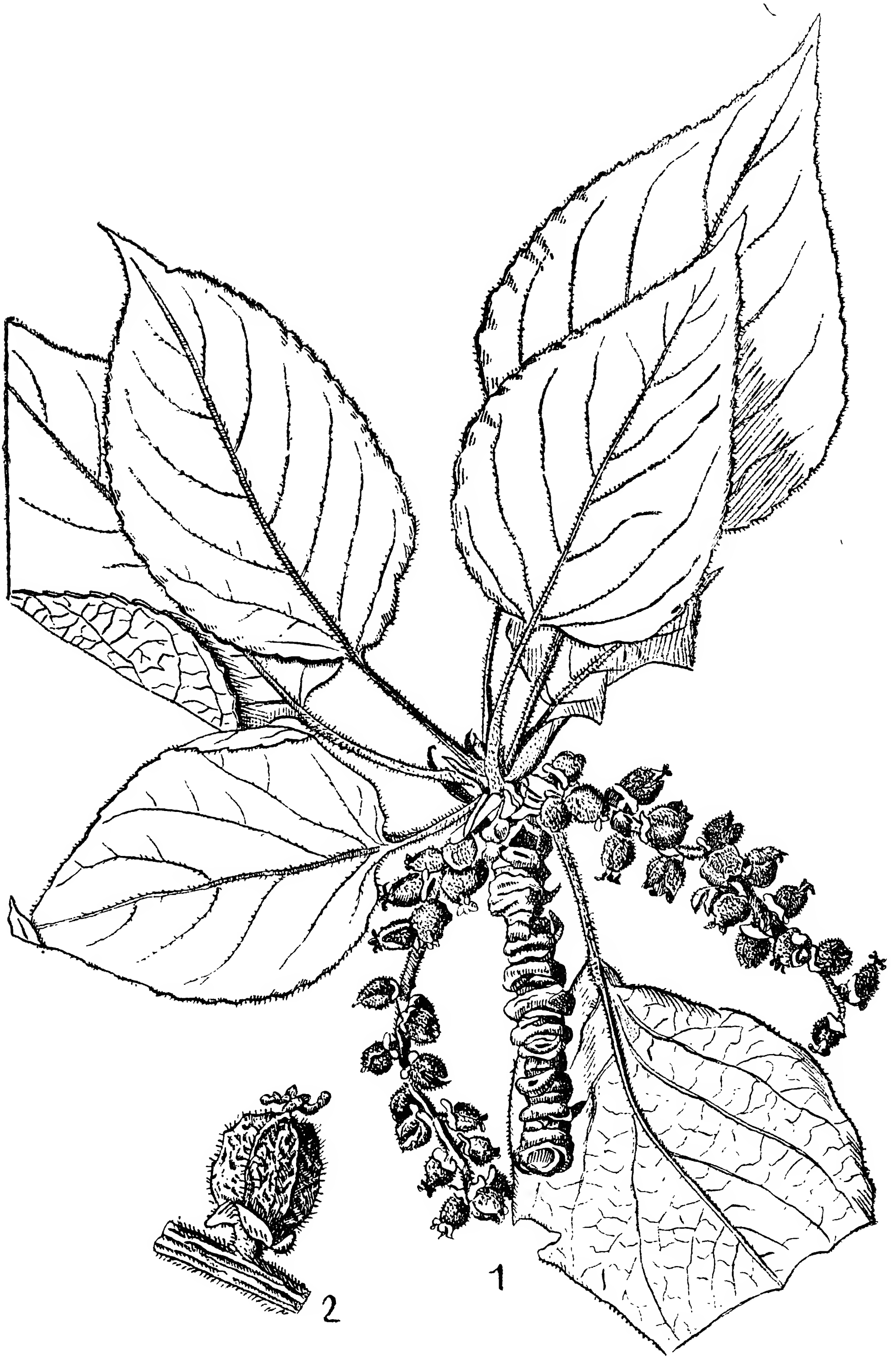


Рис. 6. *Populus amurensis* sp. n. 1—общий вид (в нат. вел.), 2—плод.

на предшествующих страницах? Не говоря уже о том, что совершенно не все равно, сажать ли осокори или настоящие тополя, или серебристые, или осины, имеет значение и то, какой именно вид в каждой из этих групп избран для посадки. Различны их декоративные свойства, различна и выносливость. В различных условиях надо выбирать и различные виды, учитывая природную экологию последних

## Описания вновь предлагаемых видов.

## Populi generis species novae USSR incolae.

1. **Populus cataracti** Kom. sp. nova. Arbor mediocris, coma densa, cortex ramorum dilute cinereus, planta omnis glaberrima; folia satis parva petiolis gracilibus albidis fere non compressis 0,5—2,5 *cm* lg., lamina fere concolor cinereo-viridis opaca rotundata vulgo latior quam longa 2—4 *cm* lg., 2,5—5 *cm* lata, basi fere truncata, apice acumine brevi recto vel obliquo, marginibus crenato dentatis, rete nervorum evoluto expresso; gemmae breves conicae viscosae.

Affinis *P. nigra* L. differt autem foliis solidioribus rotundatis. Amenta desunt.

Spec. typicum: legit B. A. Fedtschenko 7 VII 1913 ad ripas fl. Voru fl. Seravschan influentis in loco Osie-sabs ad cataractum., id est in jugo Hissarico (Tadshikistan).

2. **P. usbekistanica** Kom. sp. nova (рис. 1). Arbor, omnis glaberrima; ramuli juniores luteoli, seniores dilute cinerei, gemmae parvulae ovales opacae non viscidae; folia petiolis 2—6,8 *cm* lg. flexilibus, rotundato- vel late-ovalia, sensim breviter acuminata, basi truncata vel leniter subcordata, laminum latitudo longitudine aequilonga vel major 3—7,5 *cm* lat., 3—7 *cm* lg., solida, rete venarum valde expresso; amenta fructifera densa 5—7 *cm* lg., pedunculis brevissimis, in speciminibus nostris hermaphroditis actinomorphis calyx horizontaliter patens leniter angulatus, stamina persistentia 10 annulatim disposita, capsula ovalis circa 7 *mm* lg., semina pappo rufescente.

E grege *P. nigri* L., differt autem foliorum forma, pedunculis brevissimis, capsulae valvis latioribus, pappo rufescente. Flores actinomorphi hermaphroditi jam a clar. Th. Bail in „Schriften d. Kön. phys. ök. Gesellsch. zu Königsberg“, 1869, 1870 et 1877 in *P. nigra* L. indicati sunt.

Crescit in declivibus lapidosis neque ad ripas glareosas rivulorum jugi Turkestanici in Asia Media.

Spec. typicum: in loco Jordan vallis fl. Schachimardan (Ferghana) clar. J. Dolenko 26. V. 1913 legit.

3. **P. tadshikistanica** Kom. sp. nova (рис. 2). Arbor mediocris, ramis patentibus cortice lutescenti, ramulis junioribus dense velutinis, petioli graciles compressi 2—3 *cm* lg., lamina 2,5—5 *cm* lg., 1,5—4 *cm* lata, late lanceolata, ovalia vel deltoides-ovalia, apice sensim longiter acuminata, marginibus crenatis ciliatisve, basi rotundata vel late-cuneata; amenta 7-8 *cm* lg., axi pedunculisque dense pilosis, calyx margine undulatus, capsula glabra rugulosa.

Affinis *P. nigra*, sed, amentis pilosis bene differt. Crescit ad ripas glareosas rivulorum in montibus Asiae Mediae.

Spec typicum: in districtu Baldshuan occidentem versus a Pamir inter pagos Chasret-Sultan et Aspringon clar. A. Michelson sub № 3536, anno 1913 legit.

4. **P. talassica** Kom. sp. nova. Arbor mediocris cortice pallida, coma densa; folia in ramis fructiferis observata ovata acuta 4—7 *cm* lg., 2—4 *cm*

lata margine puberulis crenulatis pallide viridibus; petiolis 1,5—4 *cm* lg laxe pilosulis supra canaliculatis; amenta fructifera circa 8 *cm* lg. axi puberula, fructus fere sessiles 1 *cm* lg. nudi rugosuli.

Crescit in fruticetis ad ripas fl. Ak-su in montibus Talass-ala-tau Asiae mediae, 1.500 m. supra mare, legit N. V. Pavlov.

Ab affinibus differt foliorum forma ovali, acumine sensim abeunte, nec non colore, amentarum axi paberula.

5. **P. pamirica** Kom. sp. nova (рис. 3). Arbor mediocris, surculis fuligineis quadrangulis, folia surculorum glaberrima ovata, basi late cuneata, apice acuminata, marginibus argute biserratis; ramis albidis cortice subereo molli tectis, junioribus subvelutinis; folia ramorum 4—6,5 *cm* lg., 3—6 *cm* lata, rotundata basi subcordata, apice breviter acuminata, marginibus crenatis puberulis, petioli 2—5 *cm* lg. cylindrici puberuli; amenta fructifera laxa, usque 6 *cm* lg., axi dense puberula; capsulae subsessiles, 4 *cm* lg laxe pilosa, calyx sinuato lobatus.

Affinis *P. laurifolio* Ldb., differt autem dentibus foliorum surculorum multo majoribus et acutioribus, cortice ramorum subereo, foliis rotundioribus, amentarum axi puberulo, capsulis laxe pilosis fere sessilibus.

Crescit ad ripas lapidosas fluviorum in montibus ad pedem occidenlatem Pamiri sitis.

Spec. typicum: in districtu Schugnan ad fl. Schach-dara 26 VII, 1897 acad. S. I. Korshinsky legit.

6. **P. densa** Kom sp. nova (рис. 4). Arbor mediocris, coma densa satis ampla, surculis quadrangularibus alis suberosis angustibus munitis, surculorum folia late-lanceolata usque elliptica basi cuneata apice acuta, marginibus argute serratis; folia ramorum ovato-acuminata, basi late-cuneata, marginibus crenatis puberulis 5—7 *cm* lg., 2—2,5 *cm* latis, petioli 1—5,5 *cm* lg., compressi tenuissime puberuli; amenta circiter 10 *cm* lg. axi pilis nonnullis praedita, pedunculis brevissimis, capsulae nudae in sicco rugosae 1 *cm* lg., 6 *mm* latae.

*A P. laurifolio* Ldb. cui affinis differt foliis ovato-acuminatis, capsulis multo amplioribus.

Crescit ad ripas fluviorum et lacuum in montibus Asiae Mediae.

Specimen typicum: ad lacum Iskander-kul Tadshikistaniae in pratis ripariis VII 1893 legit V. L. Komarov.

7. **P. ussuriensis** Kom. sp. nova (рис. 5). Arbor mediocris, usque 12 metralis cortice cinereo, coma rotundata densa, ramis junioribus pubescentibus, surculis quadrangulis, gemmis fuscis lanceolato-conicis longiter acuminatis resinosis; folia ramorum petiolis 2—4 *cm* lg. velutinis, lamina late-elliptica, rotundato-ovata vel suborbicularis, basi anguste-cordata, apice subito brevissime acuminata, marginibus leniter crenatis vix ciliolatis 6—12 *cm* lg., 3—10 *cm* lata subcoriacea, supra saturate viridis rete venarum impressa, subtus albida, venis lateralibus prominulis 4—8-paribus; amenta 12—16 *cm* lg., axi dense puberula, praecipue in parte inferiore; capsulae glabrae fere sessiles usque ad 7 *mm* lg.

Affinis *P. Maximoviczii* A. Henry differt autem amentis axi puberula, foliis usque suborbicularibus subcoriaceis, petiolis non pilosis vel puberulis, sed velutinis.

Crescit in insulis ad ostium fluvii Ussuri inter montes Chöchtzir et Amur fluvium in dunis sabulosis magna in copia.

Specimen typicum: Ad fines ipsas Manshuriae in insula sabulosa elata ad ostium fl. Ussuri 17 VIII 1931 legit V. L. Komarov.

8. **P. amurensis** Kom. sp. nova (рис. 6) Arbor, rami fructiferi foliis late-ovalibus breviter acuminatis, basi rotundatis glabris, petiolis in specimine nostra brevibus circa 3 *cm* lg. cum venis primariis dense

puberulis; amenta brevia 6—7 *cm* lg. axi dense puberula, capsulae pilosae 0,5 *cm* lg.

Ab affinibus (*P. suaveolens* etc.) capsulis pilosis imprimis differt...

Crescit ad ripas silvosas fl. Amur.

Specimen typicum: in ripa dextra fl. Amur supra ostium fl. Pichtza ad pagum Uchssoumi 24 jul. 1855 legit C. J. Maximovicz.

9. **P. baicalensis** Kom. sp nova. Arbor mediocris cortice dilute cinereo ramis junioribus puberulis, folia ramorum petiolis brevibus 12—16 *mm* lg. dense velutinis, laminis 6—7 *cm* lg., 4—5,6 *cm* latis, supra saturate viridibus planis, subtus pallidis, venis dense testa laxe puberulis, marginibus dentato-crenatis pilosis, basi subcordatis vel rotundatis; apice breviter acuminatis; amenta brevia 4—5 *cm* lg., axi puberula, capsula glabra 4—5 *mm* lg.

Crescit in planitiebus sabulosis ad ripas lacus Baical, in pinetis pumilae.

Affinis *P. suaveolenti* Fisch. differt autem petiolis velutinis brevibus, foliis subtus pilosis, amentis axi puberula.

*A. P. ussuriensi* Kom. foliorum forma nec non structura differt.

## Н. Н. ВОРОНИХИН

# Микрофлора торфяников Балкарии

(Получено 4/I 1934)

Во время экспедиции на Северный Кавказ в 1927 г. Е. А. Буш и Н. А. Буш собрали по моей просьбе некоторое количество проб водорослей из торфяников Балкарии. Как известно, торфяники представляют редкое явление на Кавказе вообще, а в частности на северном склоне главного хребта[1], и изучение населения водорослей в них, казалось мне, может иметь определенный интерес. В общем в мое распоряжение было передано 15 проб из 9 местонахождений; за представление интересного материала пользуюсь случаем выразить мою сердечную благодарность Е. А. и Н. А. Буш.

Две особенности отличают все просмотренные мною пробы: 1/ обилие *Bacillariales*, достигавших в некоторых образцах массового развития, и 2/ количественная и качественная бедность представителей других групп водорослей. К сожалению, кремнеземки не могли быть мной обработаны, и по поводу этой группы я ограничусь приведенным указанием, отмечая сходство северо-кавказских торфяников с ассоциацией Sphagnetum naviculosum, установленной Цедергреном для Швеции.[2]

Прежде чем перейти к обзору прочих групп водорослей, населяющих торфяники Балкарии, остановимся вкратце на литературных сведениях о водорослях торфяников Северного Кавказа вообще.

Еще Л. Иванов[3], изучавший в 1901 г. альгологические сообщества Северного Кавказа, был поражен бедностью видового состава их в районе долины Ардона, а также и верховьев Риона, где были произведены им исследования. В частности для торфяного болотца Стыр-цад в ущелье Црау-ком в Черных горах (окрестности Алагира), тщательно изученного автором, он приводит всего 5 видов водорослей, притом ни одного вида десмидиевых. О кремнеземках автор не упоминает вовсе, и повидимому изучение этой группы водорослей не входило в задачу его исследований.

В Девдоракском (на пути к леднику того же имени) сфагновом болотце, расположенном на высоте около 1800 *м* и почти сплошь заросшем *Sphagnum Girgensohnii* Russ., Д. Тарноградский[4] наблюдал обильное развитие разнообразных эвгленид, сопровождавших *Euglena sanguinea* Ehrb.; последняя образовала кирпично-красную пленку на свободной поверхности воды в болоте. Основную массу населения свободной воды образует *Microcystis* sp., там же встречаются *Oedogonium* sp., *Aphanochaete* sp. и некоторые десмидиевые. Автор упоминает всего 5 видов десмидиевых, среди которых *Euastrum oblongum* (Grev.) Ralfs и *Cosmarium cucurbita* Breb. встречаются и в балкарских торфяниках. Интересно, что в выжимках из *Sphagnum* были отмечены автором исключительно корненожки, водоросли не указаны. Можно думать, что водоросли все же были, но в небольшом количестве, не останавливавшем на себе внимания.

---

[1] Зедельмейер О. М. Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торфяное дело. 4.1927, стр. 153 — 155.

[2] Cedergren G. Bidrag till kännedomen om sötvattensalgerna i Sverige, I. Arkiv f. Botanik 13 (№ 4), 1913-14, p. 37 (Deutsch. Resumé).

[3] Иванов Л. Отчет о поездке с альгологической целью на Кавказ летом 1901 г. Труды СПб. общ. ест., XXXIII, вып. I. Протоколы, 1902, стр. 132.

[4] Тарноградский Д. Отчет о деятельности Северо-Кавказской гидробиологической станции при Горском сел.-хоз. институте за 1923 — 25 гг. Работы Сев-Кавк. гидробиол. станции при Горском сел-хоз. институте. I, вып. 1, 1925, стр. 50.

Состав населения водорослей в сфагновой канаве Урухского ущелья (Горная Осетия) мало отличается от таковой балкарских торфяников[1].

Сборы Е. А. и Н. А. Буш оказались несколько богаче материалов Л. Иванова, но все же, в общем, заключали в себе ничтожное количество видов, всего 23, которые распределялись по систематическим группам следующим образом: *Flagellatae* — 2, *Desmidiaceae* —14, *Zygnemales* — 1, *Cyanophyceae* — 6. Хотя по числу видов преобладание остается за *Desmidiaceae*, однако лишь небольшие количества их оказались распространенными в торфяниках Балкарии: только *Cosmarium cucurbita* Breb. был найден в 4 пробах из разных местонахождений, *Netrium digitus* Itz. et Rothe и *Tetmemorus laevis* Ralfs — в 3, *Cylindrocystis Brebissonii* Mngh., *Euastrum oblongum* Ralfs и *Staurastrum capitulum* Breb. — в 2, прочие были встречены всего по 1 разу. Из названных видов только *Tetmemorus* и *Cosmarium* были развиты в некоторых пробах в больших количествах, большинство же десмидиевых встречались лишь в одиночных экземплярах.

Заметную примесь к основному фону кремнеземок давали *Euglena* sp., найденная в 6 пробах, иногда в большом количестве, *Synechococcus aeruginosus* Näg. (4 пробы), *Nostoc* sp. juv. (5 проб) и особенно *Anabaena* sp. (10 проб), встречавшаяся постоянно в стерильном состоянии. Все эти водоросли в некоторых пробах находились в большом количестве и во всяком случае преобладали над десмидиевыми.

Флористический анализ состава водорослей балкарских торфяников показывает, что из 19 видов, в них найденных (не считая водорослей, определенных лишь до рода), только 7 видов указаны для торфяников Закавказья, в то время как 14 видов оказываются общими с видами Полярного и особенно Северного Урала[2]. К этому количеству видов можно было бы присоединить также и *Cosmarium cucurbita* Breb. и *Oscillatoria tenuis* Ag., отмеченные в Полярном и Северном Урале в разновидностях, а также *Tetmemorus laevis* Ralfs, обнаруженный в балкарских торфяниках в форме, представляющей переход к *Tetmemorus intermedius*, описанному мной для Урала.

Среди десмидиевых обращают на себя внимание *Staurastrum insigne* Lund. и *Staurastrum capitulum* Breb., интересные по своему географическому распространению. Согласно сводке Доната[3], *St. insigne* Lund. доходит в Гренландии до 77° с. ш. В европейских пределах Арктики, на Шпицбергене, Земле Франца Иосифа, на Новой

---

[1] Тарноградский Д. и Попов К. К биологии и распространению передатчика фасциолеза *Limnaea truncatula* Müll. на Сев. Кавказе. Работы Краевой гидробиол. станции при Горском сел.-хоз. институте. Т. I(IV), вып. I, 1932—1933 г., стр. 58.

[2] Воронихин Н. Водоросли Полярного и Северного Урала. Труды Ленингр. общ. естеств. 1930, L X, вып. 3, стр. 3.

[3] Donat A. Verbreitung einiger Desmidiaceen, III, in Hanning E. und Winkler H Die Pflanzenareale, 2 Reihe, H. 3, 1928, p. 24, Karte 26.

Земле этот вид повидимому не встречается. Южная граница субарктического ареала его проходит в Фенноскандии по 60° с. ш., а на востоке простирается, повидимому, до Урала[1]. Из Сибири и арктической Северной Америки вид не известен. В Средней Европе распространение *St. insigne* Lund. сосредоточено в пределах Альп и Татр, где он нередок на высоте свыше 2000 *м*. *Staurastrum capitulum* Breb. имеет широкий арктический и субарктический ареал, захватывающий кроме Гренландии, большую часть европейской арктики. Он известен также на Британских островах, в Нормандии и некоторых других пунктах Западной Европы. В Альпах и их предгорьях этот вид широко распространен.[2] Мной найден в материалах из Полярного Урала.[3]

В общем до 90% всех видов водорослей (исключая кремнеземки) торфяников Балкарии мы встречаем в составе флоры Северного и Полярного Урала и среди них таких характерных представителей арктики и субарктики, как оба названных вида *Staurastrum*.

Состав флоры водорослей закавказских торфяников (близ с. Сакачаво), согласно моим исследованиям[4], гораздо сложнее. Прежде всего обращает на себя внимание высокий процент эндемичных форм (около 14,5%). Ряд эндемичных синезеленых водорослей является по всей вероятности реликтами далекого прошлого Кавказа; формы десмидиевых представляют пример прогрессивного эндемизма, образуя лишь незначительные уклонения от широко распространенных типов. В общем же по составу флоры водорослей Сакачавские торфяники обнаруживают maximum сходства с торфяными болотами Верхней Австрии (48%) и Каринтии (64,5%).

Торфяники Северного Кавказа, как показал Н. А. Буш[5], представляют явление новое, молодое; Сакачевские торфяники еще ждут внимательного изучения.[6] Несомненно однако, что пути развития их были очень различны.

## Обзор группировок водорослей по местонахождениям[7]

1. Болотце на левом борте ущелья Карасу ниже озера Тахаластаует, из дерновин *Sphagnum Warnstorfii* Russ. 29/VII.

*Tetmemorus laevis* (6), *Bacillariales* (3), *Nostoc* sp. juv. (2) *Anabaena* sp. ster. (2).

2. Там же; высота н. у. м. 2400 *м*. 29/VII.

*Cylindrocystis Brebissonii* (4), *Cosmarium cucurbita* (4), *Bacillariales* (5).

3. Там же, 29/VII.

*Euglena* sp. (6), *Bacillariales* (∞), *Nostoc* sp. juv. (3), *Anabaena* sp. sp. ster. (2).

4. Перевал Кала-сырт, из дерновин *Sphagnum teres* Ångst. 27/VII.

---

[1] Это предположение А. Donat вполне подтверждается моими находками этого вида в материалах В. Сочавы с Северного Урала. Воронихин Н., l с., стр. 50.

[2] Donat A., l. c., p. 24, Karte 28.

[3] Воронихин Н., l. c., стр. 49.

[4] Woronichin N. Grundriss der Algen-Vegetation des Kaukasus. Arch. f. Hydrobiologie, XVII, 1926, p. 205—209.

[5] Буш Н. А. О болотах озерного происхождения в Балкарии и Дигории. Труды Ботан. музея Ак. Наук СССР, XXV, 1932, стр. 15.

[6] Зедельмейер О. М., l. c.

[7] Цифры в скобках у названий водорослей означают частоту нахождения соответствующей водоросли в препарате согласно шкале, принятой в моей работе „Фитопланктон (excl. *Bacillariales*) р. Большой Невки в период 1923—1926 гг." Труды Ботан. сада Ак. Наук, XLIV, 1931, стр. 109.

*Tetmemorus laevis* (4), *Cosmarium cucurbita* (5), *Bacillariales* (6), *Nostoc* sp. juv. (3), *Anabaena* sp. ster. (2), бурая грибница (4).

5. За перевалом Кала-сырт. 27/VII.

*Euglena* sp. (3), *Cosmarium cucurbita* (2), *Bacillariales* (3), бурая грибница.

6. Болотце на субальпийском лугу на правой стороне ущелья Илькези, 2500 *м* н. у. м. 25/VII.

*Netrium digitus* (4), *Staurastrum capitulum* (1), *Bacillariales* (4), *Synechococcus aeruginosus* (5), *Anabaena* sp. ster. (1), *Oscillatoria tenuis* (3).

7. Агаштан.

*Netrium digitus* (3), *Closterium parvulum* (1), *Closterium striolatum* (4), *Tetmemorus laevis* (3), *Euastrum ansatum* (1), *Euastrum oblongum* (1), *Micrasterias papillifera* v. *glabra* (1), *Cosmarium caelatum* (2), *Staurastrum capitulum* (1), *Staurastrum insigne* (1), *Mougeotia* sp. ster. (1), *Bacillariales* (3), *Synechococcus aeruginosus* (3), *Anabaena* sp. ster. (4).

8. Дорбунла-алы, из дерновин *Sphagnum Girgensohnii* Russ. 23/VII.

*Euglena* sp. (4), *Bacillariales* (5), *Anabaena* sp. ster. (3),

9. Болото на Дорбунла-алы, 2200 *м* н. у. м., из дерновин *Sphagnum teres* Ångst. 23/VII.

*Bacillariales* (4), *Anabaena* sp., споры (2).

10. Болото Каширты, 2100 *м* н. ур. м., из дерновин *Sphagnum Warnstorfii* Russ. 22/VII.

*Cylindrocystis Brebissonii* (1), *Bacillariales* (6).

11. Там же, из дерновин того же вида *Sphagnum*.

*Euglena* sp. (1), *Spirotaenia trabeculata* (1), *Netrium digitus* (2), *Bacillariales* (4), *Synechococcus aeruginosus* (4), *Nostoc* sp. juv. (1), *Anabaena solitaria* var. *tenuis* (5-6).

12. Там же, из дерновин того же вида *Sphagnum*.

*Euglena* sp. (4), *Trachelomonas volvocina* (3), *Euastrum oblongum* (3), *Bacillariales* (5), *Chroococcus minutus* (3), *Nostoc* sp juv. (4).

13. Агаштан-цифи, из дерновин *Sphagnum Girgensohnii* Russ. 20/VIII.

*Bacillariales* (∞), *Anabaena* sp. ster. (3).

14. Там же, болото, из дерновин *Sphagnum Warnstorfii* Russ., 2200 *м* н. ур. м. 20/VII.

*Bacillariales* (4), *Synechococcus aeruginosus* (2), *Anabaena* sp. ster. (2).

15. Там же из дерновин *Sphagnum Girgensohnii* Russ. 20/VII.

*Euglena* sp. (6), *Euastrum binale* f. *secta* (3), *Cosmarium cucurbita* (4), *Bacillariales* (∞), *Anabaena* sp. ster. (5).

## Систематический список водорослей

*Euglena* sp. № 3 (6), № 5 (3), № 8 (4), № 11 (1), № 12 (1), № 15 (6).

*Trachelomonas volvocina* Ehrb. Lemm. in Pascher, 2, p. 145, f. 246. Диаметр—17 μ. № 12 (3).

*Spirotaenia trabeculata* A. Br. West, Monogr., 1, p. 45, pl. V, f. 6. Размер 137×21,5 μ. № 11 (1).

*Cylindrocystis Brébissonii* Menegh. West, Monogr., 1, p. 58, pl IV, f. 23—32, Pl. V, f. 10. № 2 (4), № 10 (1).

*Netrium digitus* (Ehrb.) Itz. et Rothe. West, Monogr., 1, p. 64, Pl. VI, f. 14—16. № 6 (4), № 7 (3), № 11 (2).

*Closterium striolatum* Ehrb. West, Monogr., 1, p. 122, Pl. XIII, f. 7—16. Размер 258—342×30—43 μ, 8 пиреноидов, концы—10 μ, оболочка бесцветная, изредка слегка буроватая на концах, с 16 штрихами. № 7 (4).

*Closterium parvulum* Näg. West; Monogr., 1, p. 133, Pl. XV, f. 9—12. Размер — 117×18 μ. № 7 (1).

*Tetmemorus laevis* (Ktz.) Ralfs. West, Monogr., 1, p, 222, Pl. XXXII, f. 11—16. Размер—64,8—92×18—21,6 μ, оболочка точечная, 2-3 (-4) пиреноида. По количеству пиреноидов представляет переход к *T. intermedius* Woronich. № 1 (6), № 4 (4), № 7 (3).

*Euastrum oblongum* (Grev.) Ralfs. West, Monogr., II, p, 12, Pl. XXXIV, f. 7—9; Pl. XXXV, f. 2. Размер 167—185×79—88 μ. № 7 (1), № 12 (3).

*Euastrum ansatum* Ralfs. West, Monogr., II, p. 27. Pl. XXXVI, f. 10—13. Размер 90×44 μ, перешеек—9 μ. № 7 (1).

*Euastrum binale* (Turp.) Ehrb. f. *secta* Turn. West, Monogr., II, p. 53, Pl. XXXVIII, f. 30. Размер 18×12,6 μ, чем отличается. № 15 (3).

*Micrasterias papillifera* Breb. v. *glabra* Nordst. West, Monogr., II, p. 93, Pl. XLIV, f. 4—5. Размер 118×105 μ. № 7 (1).

*Cosmarium cucurbita* Breb. West, Monogr., III, p. 106, Pl. LXXIII, f. 31—33; Pl. LXXIV, f. 3. Размер 45—50×17—19,8 μ, перешеек—18 μ; оболочка мелко точечная. № 2 (4), № 4 (5), № 5 (2), № 15 (4).

*Cosmarium caelatum* Ralfs. West, Monogr., III, p. 134, Pl. LXXVI, f. 5—7. Размер 41× 36 μ. № 7 (2).

*Staurastrum capitulum* Breb. West, Monogr., IV, p. 124, Pl. CXVIII, f. 7 et 10. Размер 36×23 μ, перешеек—9 μ. № 6 (1), № 7 (1).

*Staurastrum insigne* Lund. Lundell, Desm. Suec., p. 58, Tab. III, f. 25 a, b. Размер 30×19,8 μ, перешеек— 12,6 μ. № 7 (1).

*Mougeotia* sp. ster. Толщина нитей —8,6 μ. № 7 (1).

*Chroococcus minutus* (Ktz.) Näg. Geitler in Pascher, 12, p. 79, f. 74. № 12 (3).

*Synechococcus aeruginosus* Näg. Geitler in Pascher, 12, p. 111, f. 132. Размер 39,6×23,4 μ. № 6 (5), № 7 (3), № 11 (4), № 14 (2).

*Nostoc* sp. juv. № 1 (2), № 3 (3), № 4 (3), № 11 (1), № 12 (4).

*Anabaena solitaria* Kleb. v. *tenuis* Woronich. Geitler in Pascher, 12, p. 320. Клетки шаровидные, 6,4 μ, гетероцисты шаровидные, 8,6 μ, споры цилиндрические с закругленными концами, 25,8×8,6 μ, по 1 рядом с гетероцистой. № 11 (5-6).

*Anabaena* sp. ster. Стерильные нити *Anabaena* частью с квадратными клетками, толщ. в 3,5-4 μ, частью с шаровидными, 5,4 μ, были обнаружены во многих пробах. № 1 (2), № 3 (2), № 4 (2), № 6 (1), № 7 (5), № 8 (3), № 9 (2), № 13 (3), № 14 (2), № 15 (5).

*Oscillatoria tenuis* Ag. Geitler in Pascher, 12, p. 362, f. 427, 428 a. Толщина нитей—6,3 μ. № 6 (3).

## N. N. WORONICHIN

## Die Mikroflora der Torfmoore Balkariens

### Zusammenfassung

Verfasser berichtet über die Ergebnisse der Bearbeitung der von der Expedition E. und N. Busch im Jahre 1927 in den Torfmooren Balkariens eingesammelten Algen. Kennzeichnend für dieses Material sind: 1) Reichtum an *Bacillariales* und 2) quantitative und qualitative Armut an Algen anderer Gruppen. Von letzteren erwies sich das Vorhandensein von nur 23 Arten: *Flagellatae* — 2, *Desmidiaceae* — 14, *Zygnemales* — 1,

*Cyanophyceae* — 6. Obgleich nach den *Bacillariales* die *Desmidiaceae* die qualitativ vorwiegende Gruppe bilden, sind dieselben quantitativ sehr schwach vertreten.

Wie aus der floristischen Analyse hervorgeht, besitzen die Torfmoore Balkariens im ganzen nur 7 denselben und den Torfmooren bei Ssakatschawo (Transkaukasien) und 14 denjenigen des Polar-und besonders des Nord-Ural gemeinsamer Arten. Unter den letzten befinden sich charakteristische Vertreter der Arktis und Subarktis — *Staurastrum insigne* Lund. und *Staurastrum capitulum* Bréb. Im ganzen sind bis 90% aller Algenarten (mit Ausnahme der *Bacillariales*) der Torfmoore Balkariens im Bestande der Flora des Polar-und Nord-Ural angetroffen.

Die Zusammensetzung der Flora der transkaukasischen (bei der Station Ssakatschawo) Torfmoore ist bedeutend komplizierter. Auffallend ist der hohe Prozentsatz der endemischen Arten (gegen 14,5%). Eine Reihe der Blaualgen bildet wahrscheinlich Relikte der Vorzeit des Kaukasus. Die Formen der *Desmidiaceae* liefern ein Beispiel fortschreitenden Endemismus, indem sie nur geringe Abweichungen von den weitverbreiteten Typen aufweisen. Im allgemeinen jedoch zeigt die Mikroflora des Ssakatschawo-Torfmoores ein Maximum der Übereinstimmung mit den Torfmooren Ober-Oesterreichs (48%) und Kärntens (64,5%).

Die Torfmoore des nördlichen Kaukasus sind, wie dieses N. Busch gezeigt hat, eine junge Erscheinung; die Ssakatschawo-Torfmoore warten noch auf ihre eingehende Erforschung, doch war ihr Entwicklungsgang unzweifelhaft ein verschiedener.

Der Arbeit sind eine Übersicht der Algengruppierungen nach Standorten und eine systematische Liste der Arten beigefügt.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 5
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 5

# ХРОНИКА

## Н. Д. ТРОИЦКИЙ

## Крымский государственный заповедник

(Получено 5/VI 1934)

Организация в Крыму „национального заповедника" на месте прежней царской охоты началась вскоре после революции 1917 г. и к этому же времени относятся первые шаги в деле изучения его флоры и фауны (Мартино, 1, Вульф, 2). 30 июня 1923 г. Заповедник декретирован советским правительством, а в 1928 г. он утвержден в его современных границах. До 1929 г. Заповедник состоял на госбюджете, в ведении Наркомпроса РСФСР, а затем, вместе с рядом других заповедников, передан на местный бюджет. Общие сведения об организации Заповедника в литературе имеются (см. например Пузанов, 43). Отметим лишь, что он занимáет площадь свыше 21 тыс. га, из них в полном Заповеднике около 8 тыс. га. Основной массив расположен преимущественно на северном склоне главной горной гряды (склоны Бабугана и Чатырдага), на высоте от 400 до 1500 *м* над уровнем моря, охватывая верховья бассейнов важнейших рек Крыма (Алмы, Качи, Улу-Узень). Растительность этой части Заповедника состоит из буковых, дубовых и сосновых лесов, из участков каменисто-степной растительности и участков яйлы. Другой массив находится в верхней части южного склона гряды — в верховьях рек, питающих район Ялты и Гурзуфа (р. Гува и р. Авинда). Растительность его состоит из характерных для западной части южного склона лесов крымской сосны и из большого участка Никитской яйлы. По своему положению и характеру растительности Заповедник в целом имеет важнейшее водоохранное и почвозащитное значение как для южного берега, так и для предгорной части Крыма. Из животных Заповедника укажем на крымского оленя (около 500 голов), косулю (в большом числе), крымскую каменную куницу, горную лисицу, барсука, и также муфлона, акклиматизированного еще в 1913 г. и размножившегося до 150 голов.

К планомерному изучению природы Заповедника приступлено в 1924 г., причем первоначальной задачей ставилось проведение полной инвентаризации природных ресурсов на его территории. Эта задача может считаться в основном выполненной силами штатных и приезжавших из центра научных работников. Помещаемый ниже список литературы по Заповеднику насчитывает 42 научных работы. С 1926 г. в Заповеднике функционирует метеорологическая станция на высоте 685 *м* над уровнем моря, а в 1929 г. у подошвы г. Роман-Коша открыта метстанция Алабач, самая высокая в Крыму станция (свыше 1200 *м* над уровнем моря). Она имела целью выяснение климатических условий у верхней границы древесной растительности. Опираясь на нее, проф. А. В. Вознесенский предполагал организовать наблюдения и на г. Роман-Кош, высшей точке Крыма (1543 *м*). Эта же станция послужила опорным пунктом для организованной А. В. Вознесенским зимой 1929 г. первой в Крыму снегомерной съемки в верховьях бассейнов р. Качи и р. Алмы с целью выяснения зимних запасов влаги и особенностей залегания снегового покрова в связи с безлесием яйлы (Сапожникова, 42). Кроме того в Заповеднике были поставлены микроклиматические исследования по распределению температур воздуха вблизи земной поверхности (5—150 *см*) и наблюдения над суточным ходом температуры по термографам на разной высоте над уровнем моря. Вопросу о распределении света и солнечной радиации в буковых насаждениях Заповедника посвящена работа проф. Л. А. Иванова (8).

Геологический очерк заповедника дан проф. П. А. Двойченко (7). Горные породы представлены здесь известняками Юры, таврическими сланцами и песчаниками Доггера, местами же — конгломератами и кристаллическими породами. Почвенные исследования в Заповеднике производились с 1926 г. по 1930 г. экспедицией Почвенного института Академии Наук в составе И. Н. Антипова-Каратаева, Н. Н. Соколова и Л. И. Прасолова, под руководством последнего. Результатом исследований является капитальная работа по почвам горной части Крыма (36) с классификацией почв, почвенной картой Заповедника и прилегающих местностей в масштабе 1:50.000, картой почвообразующих пород и гипсометрической картой. Опыт по изучению гидрологии леса поставлен в 1926 г. С. М. Токмачевым в Центральной котловине Заповедника. Для целей опыта на склонах и вершинах гор раскинута сеть дождемеров, а в истоках р. Алмы были оборудованы гидрометрические пункты.

Изучение флоры и растительности Заповедника организовано проф. В. Н. Сукачевым в 1924 г. Флора споровых обследована экспедицией Ботанического музея Академии Наук в составе Н. Н. Воронихина (водоросли), К. А. Рассадиной (лишайники) и Л. И. Савич (мхи). В результате Н. Н. Воронихиным опубликована капитальная работа по флоре и растительности пресных водоемов Крыма (33), в которой дан критический список 124 видов водорослей, в том числе описано 7 новых для науки видов. Сборы по флоре папоротникообразных и цветковых растений опубликованы Г. И. Поплавской в виде „Списка“ (25), в который вошли 771 вид. Из новых видов и форм приведены *Fagus taurica* Popl., *Scrophularia exilis* Popl., *Euphrasia taurica* Ganesch., *Adenophora liliifolia* (L.) Ledb., ssp. *taurica* Sukacz., *Sorbus Henricae* G. Zinserl., *Phelipaea Helenae* Popl. Впервые указаны для Крыма *Poa longifolia*, *Luzula nemorosa*, *Ulmus elliptica*, *Ceratophyllum submersum*, *Crataegus heterophylla*, *Vicia ciliata*, *Callitriche stagnalis*, *Viola occulta*, *Utricularia vulgaris*, *Centaurea deusta* и некоторые другие. В настоящее время „Список“ можно было бы пополнить целым рядом видов (*Crataegus pentagyna*, *C. orientalis*, *Mespilus germanica*, а из травянистых растений *Poa sterilis*, *Festuca taurica*, *Koeleria splendens*, *Stipa pennata*, *Asparagus polyphyllus*, *Anthemis sterilis*, *Scutellaria albida*, *Trinia Kitaibelii*, *Trifolium hirtum*, *Velezia rigida*, *Epilobium collinum* и др.)

По исследованиям Троицкого (28) среди дубов, произрастающих в Крыму, нет типичного *Qu. sessiliflora*. Круг форм, которые обычно относятся к этому виду, автор разделяет на две группы, относя одну из них к *Qu. iberica* Stev. а другую описывая в качестве нового вида *Qu. calcarea* Troizky, близкого к *Qu. lanuginosa*.

В ряде работ Поплавской описаны фитоценозы букового леса, и прослежена зависимость от высоты над уровнем моря как роста самого бука, так и характера образуемых им насаждений. В зависимости от этого фактора дано разделение буковой полосы на части (16), для каждой из них указаны особые экологические расы бука, а бук, растущий у границы с яйлой, выделен в особую разновидность var. *jajlensis* Popl. (25). Кроме того для района от г. Алушты до Чатырдага дана схема вертикального распределения растительноности. Различия в травяном покрове чистого букового леса на разных высотах Поплавская объясняет также влиянием высоты над уровнем моря (16). Высотно-климатические экотипы некоторых травянистых растений (*Aster amellus*, *Inula ensifolia*, *Solidago virga aurea*) изучены ею на грядках питомника (21). — Из экологических особенностей бука отмечена способность образовать корневые отпрыски (4) и выделены по времени распускания листвы две сезонные формы (45). В других работах Поплавской дано описание фитоценоза сосны обыкновенной с березой *Betula verrucosa* (11), описание растительности каменистых осыпей у вершины Чатырдага (20) и краткое описание редких в Крыму лесных болотцев (12).

В работах Троицкого прослежена зависимость состава флоры и распределения растительности как от высоты над уровнем моря, так и от характера подстилающих горных пород. В зависимости от этих факторов установлены своеобразные особенности в распределении видов дуба на южном и северном склоне гор, причем констатировано отсутствие черешчатого дуба на южном склоне гряды (28). Различия во флоре и растительности известняков и неизвестковых пород детально прослежены при описании фитоценозов каменистостенных склонов, а также дубовых, смешанных лиственных и сосновых лесов. В зависимости от вышеупомянутых двух факторов составлена схема вертикальной зональности для всего северного склона крымских гор (41).

В течение 5 лет (1929—1933) Троицким велись массовые фенологические наблюдения на постоянных пробных площадях над распусканием и пожелтением листвы бука, трех видов дуба, ясеня и клена гирканского в целях выявления ранних и поздних рас (35). При этом черешчатый дуб в условиях Заповедника не обнаружил каких-либо особенностей, сравнительно с прочими породами, в отношении продолжительности сроков распускания листвы.

По зоологии позвоночных животных большая часть работ выполнена в период 1925 — 1928 гг., тогда же собрано большинство коллекций и оборудован музей, состоящий из зоологического и ботанического отделов. В статье, посвященной итогам изучения фауны позвоночных, проф. И. И. Пузанов (22) дает систематический обзор 182 видов позвоночных животных и характеризует наиболее распространенные биоценозы. Специальные работы посвящены систематике крымского оленя (Штамм), косули, лесной мыши и крымской бурозубки (Даль). Впрочем, по мнению проф. Пузанова, систематическое положение крымского оленя и косули не может еще считаться окончательно установленным. Ряд работ посвящен биологии косули, муфлона, серой неясыти, черного грифа и орла-змееяда. По биологии оленя в Заповеднике имеются пока лишь отрывочные данные. К планомерному изучению этого животного приступлено только с прошлого года. В текущем году предполагается поставить в Заповеднике опыт акклиматизации белки, отсутствие которой характерно для фауны Крыма.

Более планомерно проводится в Заповеднике работа по зоологии безпозвоночных, главным образом в отношении энтомофауны. В. И. Буковским исследован видовой состав, биология и хозяйственное значение жуков-короедов (18). Исследовано население беспозвоночных животных в наиболее типичных участках чистого букового леса (листва, подстилка, почва) различными методами количественного учета, на протяжении годового цикла, параллельно с наблюдениями над температурой и влажностью воздуха и почвы. С 1930 г. начато изучение населения дубовой листвы в одном из типов дубового леса. В центре внимания стоит биология и распростраанение вредителей листвы, причем массовые вредители дуба и бука — дубовая листовертка, буковый и дубовый долгоносик — исследуются более подробно. Изучаются также причины, ограничивающие размножение вредителей, в частности — влияние на них паразитических насекомых. С той же целью начато исследование питания насекомоядных птиц (анализ содержимого желудков). Составленный В. И. Буковским карточный каталог содержит свыше 1000 точно определенных видов насекомых, причем в определении принял участие ряд специалистов как СССР, так и заграницы. В результате выявлено 46 новых видов, частью уже описанных. Большая часть работ выполнено за время 1930—1933 гг., в условиях, гораздо менее благоприятных, нежели в предыдущие годы. Вообще примерно с 1930 г. некоторые отрасли исследований в Заповеднике начали приходить в упадок. Метстанция Алабач закрыта, самопишущие приборы на основной станции выбыли из строя и мер к пополнению их не принимается, несмотря на то, что вся метеорологическая служба в Заповеднике перешла в ведение Гидрометкомитета. Наблюдения по сети дождемеров и на гидрометрических постах не ведутся. Приезд научных работников из других учреждений прекратился, дальнейшее развертывание работ, особенно в области климатологии, гидрологии, почвоведения приостановилось.

В настоящее время Комиссией комитета по заповедникам разработан проект реорганизации Заповедника с переводом его на госбюджет и с передачей в ведение Комитета. Стремясь охватить всю площадь, питающую водную сеть Крыма и места выхода животных из Заповедника во время миграций, проект намечает значительное увеличение его общей площади, с 21 тысяч га до 35 тыс. га. Намеченную передачу в Заповедник яйлы Чатырдага и части его восточного склона несомненно следует приветствовать. Уже и сейчас эта площадь считается охранной зоной Аянского водохранилища. Предположено увеличить площадь заповедного участка и на южном склоне гряды, соединив его с основным массивом. Тем не менее за пределами Заповедника остается значительная часть южного склона, питающая водами район между Алуштой и Гурзуфом, так же как и примыкающая к ней яйла Бабугана. Наряду с этим предположено передать в Заповедник значительные площади дубовых молодняков на северном склоне. Значение их в смысле водоохраны сравнительно не велико, стремление же охватить район миграций оленя и косули вообще едва ли осуществимо, принимая во внимание естественное расселение этих животных по лесам Крыма.

Далее, исходя из положения, что все леса Крыма являются защитными и служат, якобы, охранной зоной для Заповедника, проект намечает включение всей ныне существующей охранной зоны и вновь присоединяемых участков, всего следовательно около 27 тыс. га, в состав полного Заповедника. Это положение проекта надо признать одним из наименее удачных. Уделяя большое внимание вопросам организации в Заповеднике охотничьего хозяйства, проект совершенно не касается вопросов лесного хозяйства. Между тем значительная часть охранной зоны и вновь присоединяемые лесные участки состоят в большинстве случаев из порослевых молодых насаждений, из шиферных обнаженных склонов или из необлесившихся лесосек, которые требуют проведения рубок, ухода за лесом и широкого применения лесных культур. С этой точки зрения установление общего режима полного Заповедника для всех его насаждений никак нельзя признать рациональным. Лишь некоторые наиболее сохранившиеся участки охранной зоны могут быть переданы в полный Заповедник.

При установлении границ Заповедника следует еще обратить внимание на более сохранившиеся участки южнобережной растительности, находящиеся по соседству с Заповедником, которые без ущерба для хозяйства могут быть включены в состав Заповедника. Таковы можжевеловый лес на мысе Мартьян, близ Никитского сада, и г. Кастель, возле Алушты.

В отношении научной работы проект предусматривает постановку исследований по следующим вопросам (цитируем по акту комиссии): „а) по вопросам организации опытного охотничье-промыслового хозяйства; б) изучение биологии промысловых животных Заповедника, как местной фауны, так и акклиматизируемой в целях как теоретических, так и практического применения в организованных охотн. хозяйствах; в) изучение биологии важнейших пород крымского леса (бук, дуб, сосна, ясень и др.) для изыскания методов облесения оголенных крымских гор в целях усиления водных ресурсов Крыма, борьбы с оползнями и предохранения садовых культур и плантаций от заносов[1]; г) изучение зоо- и фито-ценозов Заповедника; д) проведение опытных работ по введению новых лесных культур, наиболее отвечающих почво-защитному назначению, е) изучение вопросов, связанных с водным режимом Заповедника“. В проекте постановления предусматривается еще одна проблема: „разрешение проблемы облесения[2] яйлы“. Повидимому более удачное разрешение вопроса о задачах научно-исследовательской работы в Заповеднике будет возможно в том случае, если в ней примут участие те научные учреждения, которые заинтересованы в постановке исследований, требующих для себя специфических особенностей Заповедника, как такового. Почвенный, Ботанический и Зоологический институты Академии Наук прежде всего могли бы использовать его как одну из удобных для работы исследовательских станций. Часть работников этих институтов уже вели в нем исследования. Надо, чтобы наладившаяся было персональная связь Заповедника с отдельными учеными выросла в прочную связь между ним и упомянутыми институтами.

## Литература по Заповеднику

**1917 г.:** 1. Мартино В. и Е. Новые данные о млекопитающих горного Крыма. Из зоол. каб. Национ. запов. в Крыму. Зап.-Крымск. о-ва естествоисп., VII. — **1919 г.:** 2. Вульф Е. В. К флоре вершин крымских гор. Труды Национ. запов. в Крыму, I (отд. отт.). — **1925 г.:** 3. Иваненко Б. И. Типы насаждений Гос. крымск. запов. Труды по изучен. Запов., I. — 4. Поплавская Г. И. Материалы по изучению растительности Крым. гос. заповедника. Тр. по изучен. Запов., 2.—5. Поплавская Г. И. К вопросу о характере верхней границы бука в Крыму. Журн. русск, бот. о-ва, 10, 1—2.— **1926 г.:** 6. Траншель В. Отчет о командировке в Крым. Отчеты о деятельн. Ак. Наук.—

---

[1] Трудно рассчитывать, чтобы изучение биологии бука, ясеня и даже дуба дало ценные результаты для проблемы облесения „оголенных крымских гор“.

[2] Как известно, проблема Яйлы далеко не исчерпывается вопросом ее облесения.

**1927 г.:** Двойченко П. А. Проф. Геологический очерк района Крымск. гос. заповедника. Сборник статей „Крымск. гос. заповедник“. — 8. Иванов Л. А.. проф. Световые условия роста буковых насаждений в Крыму по наблюдениям в Крымском заповеднике. Изв. лесн. инст. XXXIV. — 9. Поплавская Г. И. Материалы по изучению изменчивости крымского бука. Журн. русск. бот. о-ва 12, 1—2. — 10. Токмачев С. М. Гидрологический и климатический очерк Крым. гос. заповедника. Сб. статей.— **1928 г.:** 11. Поплавская Г. И. О березе в Крыму. Журн. русск. бот. о-ва, 13, 1—2. — 12. Поплавская Г. И. К флоре Крыма. Докл. Ак. Наук СССР.— 13. Poplawska H. Die Buche in der Krim und ihre Variabilität. Österreich. botan. Zeitschr., LXXVII, 1. — 14. Поплавская Г. И. О некоторых взаимно-замещающих буковых и сосновых ассоциациях в Крыму. Дневн. Всесоюзн. съезда ботан. в Ленингр.— **1929 г.:** 15. Даль С. К. К систематике лесных мышей Крыма. Зап. Крымск. о-ва естествоисп.. XI. — 16. Поплавская Г. И. О некоторых взаимно-замещающих буковых ассоциациях в Крыму Очерки по фитосоциол. и фитогеогр. — 17. Троицкий Н. А. Дубовые леса Крым. гос. заповедника. Тр. по изучен. Заповедн., 10. — **1930 г.:** 18. Буковский В. И. Материалы по фауне и биологии короедов (*Coleoptera*, *Ipidae*) Крыма. Зап. Крымск. о-ва естеств., XII (или Тр. по изуч. Заповедн., 1931). — 19. Даль С. К. Материалы по систематике и биологии крымской косули. Зап. Кр. о-ва естеств., XII. — 20. Поплавская Г. И. К растительности Чатырдага. Журн. русск. ботан. о-ва, 15, 1—2. — 21. Поплавская Г. И. Об экотипах некоторых растений в Крыму. Журн. русск. ботан. о-ва, 15, 4. — 22. Пузанов И. И. Предварительные итоги изучения фауны позвоночн. Крымск. заповедн. Зап. Кр. о-ва естеств., XII (или Тр. по изучен. Запов., 1931). — **1931 г.:** 23. Даль С. Систематическое описание крымской бурозубки. Тр. по изучен. Запов. — 24. Даль С. и Шерешевский Э. К. К биологии серой неясыти (*Syrnium aluco* L) в Крыму. Там же. — 25. Поплавская Г. И. Список растений, собранных в Крым. гос. заповеднике. Тр. по изучен. заповедн. — 26. Розанов М. П. Опыт переселения беловежского зубра в горы Крыма. Тр. по изучен. Запов. — 27. Розанов М. П. Гнездование черного грифа (*Vultur monachus* L.) в Крыму. Там же. — 28. Троицкий Н. Д. Предварительные итоги изучения дубов Крымского гос. заповедника и прилегающ. района Южного берега Крыма. Журн. русск. ботан. о-ва 16,4. — 29. Шерешевский Э. Муфлон (*Ovis musimon* Pall) в Крымск. запов. Тр. по изуч. Заповедн. — 30. Шерешевский Э. К биологии орла-змееяда в Крымск. запов. Там же. — 31. Штамм А. Р. К систематике крымского оленя. Там же. — **1932 г.:** 32. Буковский В. И. и Штакельберг. А. А. К фауне мух-журчалок (*Diptera*, *Syrphidae*) Крымск. заповедн. Тр. Зоологич. инст. Ак. Наук СССР, 1. — 33. Воронихин Н. Н. К познанию флоры и растительности водорослей пресных водоемов Крыма. Бот. журн. СССР, 17,3. — 34. Калинникова Т. Н. Количественный учет фауны лиственных деревьев горного Крыма. Тр. Ленингр. о-ва естеств., L XI, 1—2. — 35. Троицкий Н. Д. К вопросу о рано и позднораспускающихся расах у древесных пород (по фенолог. наблюден. в Крымск. запов.). Ботан. журн. СССР, 17,4. — **1933 г. 36.:** Антипов-Каратаев И. Н. и Прасолов Л. И. Почвы Крымск. гос. заповедника и прилегающих местностей. Тр. Почв. инст. Ак. Наук, VII. — 37. Буковский В. И. Экологические расы браконид (*Hymenoptera*, *Braconidae*) в зависимости от питания за счет различных хозяев, Энтомол. обозр., XXV. — Находятся в печати: 38. Буковский В. Новые и малоизвестные хальциды (*Hymenoptera*. *Chalcidae*). — 39. Bukowski W. Neue und abweichende Formen von Pilzmücken (*Diptera*, *Fungivoridae*) aus der Krim. — 40. Bukowski W. und Lengersdorf Fr. Neue Lycoriiden-Arten aus der Krim. — 41. Троицкий Н. Д. Растительность известняков и неизвестковых пород в Крымском заповеднике (к вопросу о вертикальной зональности в горах Крыма). — Рукопись.—42. Сапожникова С. А. Опыт изучения снегового покрова в горных условиях экспедиционным путем. Снегомерная съемка в Крымском гос. заповеднике 2—8 марта 1929 г. — Популярные статьи: 43. Пузанов И. И., проф. Крымс. гос. заповедник. Путеводитель по Крыму. Изд. 3. 1929 г. — 44. Пузанов И. И., проф. Животный мир Заповедника. Сб. статей „Крымск. гос. заповедник“, 1927. — 45. Сукачев В. проф. и Поплавская Г. Растительность Крым. гос. заповедника. Там же. — 46. Троицкий Н. Д. Крымск. гос. заповедн., его значение и история. Там же. — 47. Поплавская Г. И. Крымск. гос. заповедник по охране природы. „Природа“. 2, 1927.

# ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

1. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать $^{1}/_{2}$ — $^{3}/_{4}$ печатного листа, т. е. 10—15 страниц на пишущей машинке с двойным интервалом между строками.

2. Изложение должно быть ясным, простым и сжатым, свободным от лишних слов и фраз.

3. История вопроса излагаться не должна, допускаются только самые краткие исторические указания.

4. Из протоколов, наблюдений, опытов и историй болезни могут приводиться только самые краткие, характерные и важные сведения.

5. Общеизвестные методы описываться не должны.

6. В конце статьи обязательно ставится собственноручная подпись автора и его точный почтовый адрес.

7. Библиография приводится только в конце статьи в алфавитном порядке авторов — сперва всех русских, затем всех иностранных — с обязательным точным указанием заглавия работы, места и года издания. Библиографические указания, не содержащие указанных элементов, не будут печататься.

8. Присылаемые статьи должны быть переписаны, по возможности, на пишущей машинке (присылаться должен только оригинал, т. е. первый машинный оттиск, отнюдь не копия из-под копирки) на одной стороне листа, бумаге, допускающей правку чернилами (не папиросная и не цветная бумага), с двойным интервалом между строками и с полями с левой стороны шириной не менее 3 см.

9. После переписки на машинке статьи должны быть выверены самым тщательным образом и все описки исправлены вполне разборчиво чернилами (не красными).

10. Фамилии авторов в тексте не подчеркивать. Фамилии иностранных авторов писать только по-русски. В виде исключения в случаях, сомнительных по произношению, можно при первом упоминании фамилии в данной статье указывать после нее оригинальную транскрипцию в скобках.

11. Количество рисунков должно быть минимальным и ограничиваться безусловно необходимым.

12. Представляемые рисунки должны быть выполнены так, чтобы они допускали непосредственное воспроизведение (фотографии должны быть контрастными, рисунки выполнены тушью и т. п.).

13. Каждый рисунок должен быть наклеен на бумагу с оставлением широких полей, на которых пишется: название журнала, фамилия автора, название статьи, номер рисунка. Объяснительные подписи ко всем рисункам даются на особом листке с указанием номеров рисунков и к какой странице рукописи каждый из них относится. Место рисунка в тексте обозначается на полях так:

$\boxed{\text{Рис. 1}}$

14. Медицинские термины писать в переводе на русский язык. Названия медикаментов писать по-латыни только в прописях рецептов. Избегать химических формул.

15. Измерения должны быть выражены в метрических мерах и обозначены сокращенно согласно правилам, утвержденным Метрической комиссией: килограмм — кг, грамм — г, миллиграмм — мг, литр — л, километр — км, метр — м, квадратный метр — $м^2$, сантиметр — см, кубический сантиметр — $см^3$, миллиметр — мм, микрон — $\mu$.

16. Отправку рукописей рекомендуется производить заказной бандеролью с одновременным уведомлением редакции журнала открыткой.

17. Авторам настоятельно рекомендуется оставлять у себя копии статей, посылаемых в редакцию.